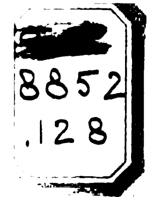





VET TES TAM EN
NOV TAM TVM
Dei
Sub Numine
Viget



Archiv

für

Protistenkunde

begründet von

Dr. Fritz Schaudinn,

herausgegeben

von

Dr. M. Hartmann Berlin. und **Dr. S. von Prowazek** Hamburg.

Fünfzehnter Band.

Mit 30 Tafeln und 14 Textfiguren.

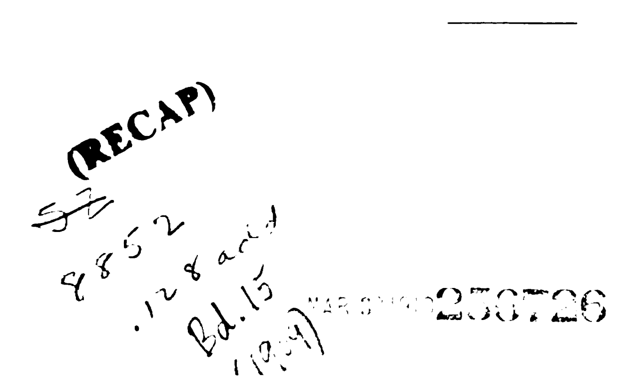


JENA.
Verlag von Gustav Fischer
1909.

Inhaltsübersicht.

Erstes und zweites Heft.

Drittes Heft.



(Aus dem königl. Institut für Infektionskrankheiten zu Berlin.)

Entwicklungsgeschichtliche Studien über Amöben.

Von
Kurt Nägler.

(Hierzu Tafel I—VI.)

Inhaltsverzeichnis.



I. Einleitung.

Unsere Kenntnisse über die Entwicklungsgeschichte der Amöben sind noch recht mangelhaft. Abgesehen von den Thecamöben, bei denen Schaudinn (1903) bei *Chlamydophrys* und *Centropyxis* den ganzen Lebenscyclus aufgedeckt hat und ferner Awerinzew (1906) und Elpatiewsky (1907) die Entwicklung von *Arcella vulgaris* klargestellt haben, kennen wir nur von parasitischen Formen der Gattung *Entamoeba* die ganze Entwicklung (Schaudinn 1903, Wenyon 1907, Hartmann 1908).

Gerade das Studium der Amöbencytologie und Entwicklung erscheint aber in mehrfacher Hinsicht von großem Interesse zu sein. Einmal zeigen die bisherigen Befunde über die Kernteilung und Befruchtung eine große Variabilität, und das gibt der Hoffnung Raum, daß eingehendere Untersuchungen zur Erweiterung und Vertiefung dieser Zellprobleme führen werden. Denn gerade die Mannigfaltigkeit und Variabilität der Erscheinungen gestattet in das Wesen dieser Vorgänge einen Einblick zu tun.

Andererseits ist die Bedeutung derartiger Untersuchungen auch für die Systematik unverkennbar. Denn der augenblickliche Stand der ganzen Amöbenforschung und Klassifizierung mit seiner mehr äußerlichen Artcharakterisierung durch Form, Pseudopodienbildung, Bewegung, Plasmaeinschlüsse usw. und die dadurch entstandene Fülle von neuen Arten liegt sehr im argen. Sind doch von Penard Arten beschrieben worden nur nach einem einzigen oder wenigen Exemplaren, so daß von einer Berücksichtigung irgendwelcher Entwicklungsmodi leider gar keine Rede sein kann!

Auch für die Medizin hat die genaue Kenntnis der Amöbenentwicklung große Bedeutung, da hierdurch einer Verwechslung vorgebeugt wird, wie dies z. B. in der Arbeit von Musgrave u. Clegg (1904) geschehen ist, die limaxähnliche Formen gezüchtet und als Dysenterieamöben ausgegeben haben, während die gezüchteten Formen mit echten parasitären Amöben absolut nichts zu tun haben, sondern zur *Limax*-Gruppe gehören.

Die Wichtigkeit all dieser Fragen war auch für mich die Veranlassung zu den nachfolgenden Untersuchungen.

Die Hauptschwierigkeit für die genauere Untersuchung der Amöben bildete immer der Mangel an Material und die Möglichkeit der Verwechslung der einzelnen Amöbenarten unter sich oder mit anderen niederen Protozoen. Doch mit Hilfe der von Frosch (1897)

eingeführten rationellen Methode der Züchtung auf festen Nährböden, die ich für alle zu beschreibenden Arten verwendete und die mir in ausgiebigster Weise Material bot, sind wir imstande, wenn auch nicht alle Arten, so doch viele auf das Genaueste in Reinkulturen der einzelnen Arten zu untersuchen.

Historisches. Die erste genaue und gute Beschreibung einer Kernteilung bei Amöben stammt von F. E. Schulze (1875) an *A. polypodia.* Dann wurden weiterhin erst durch Schaudinn ausführliche Beschreibungen gegeben an *A. binucleata* (1895), *Paramoeba eilhardi* (1896) und *A. crystalligera* (1899), ferner von Awerinzew (1904) bei *A. proteus*, von Vahlkampf (1904) bei *A. limax*, von Prowazek (1905) sowie von Leyden und Loewenthal (1905) bei *Entamoeba buccalis*, von Goldschmidt (1907) bei Mastigamöben und von Doflein (1907) bei *A. vespertilio.* Auch über einige in dieser Arbeit zu beschreibenden neuen Amöbenarten sind schon vorläufige Mitteilungen veröffentlicht worden von M. Hartmann u. Prowazek (1907) und M. Hartmann und mir (1908).

Es liegt mir nun die angenehme Pflicht ob, an dieser Stelle vor allem Herrn Dr. M. Hartmann meinen Dank abzustatten für sein stetes und überaus freundliches Interesse, das er meiner Arbeit entgegengebracht hat, die ich auf seine Anregung und unter seiner Leitung begann. Zu danken habe ich auch der Institutsleitung des hiesigen Königl. Instituts für Infektionskrankheiten für die mir gewährte Unterstützung an Material, besonders auch Herrn Geheimrat Frosch und Professor Zettnow für die Überlassung von Kulturen. Zu großem Dank verpflichtet bin ich ferner Herrn Professor Woltereck und Dr. Ruttner, die es mir möglich gemacht haben, während meines Aufenthaltes in der biologischen Station zu Lunz (Niederösterreich) mich mit Rhizopodenstudien zu befassen und gleichfalls Material zu erhalten. Auch Herrn Professor Penard spreche ich hier nochmals meinen Dank aus für die liebenswürdige Übersendung einer großen Anzahl Separata über seine Rhizopodenstudien.

II. Material und Untersuchungstechnik.

Reiches Untersuchungsmaterial ist eine unerläßliche Bedingung bei entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen über Amöben. Dieses stand mir stets zu Gebote durch Züchtung auf dem von Frosch (1897) angegebenen künstlichen Nährboden, der folgende Zusammensetzung hat: 90 Proz. Leitungswasser, 10 Proz. Nährbouillon, 0,5 Proz. Agar-Agar.[1]) Da für meine Untersuchungen zunächst die Morphologie und Entwicklungsgeschichte der einzelnen Amöbenarten in Betracht kamen, so habe ich auf Züchtungsversuche in flüssigen und auf anderen festen Nährböden kein allzu großes Gewicht gelegt und verweise deshalb auf Vahlkampf's Arbeit (1904), in der sich eine Übersicht und Zusammenstellung all dieser Methoden findet. Auch er ist zu dem Resultat gekommen, daß die Zusammensetzung der Nährböden, wie auch die verschiedensten Bakterienarten, von ziemlicher Belanglosigkeit sind, so daß ich mich eben mit einem möglichst günstigen Nährboden begnügen konnte, wie sich der von mir verwendete nach einigen Abänderungsversuchen herausstellte. Hervorheben möchte ich noch, daß sich die in der Bakteriologie gewöhnlich verwendeten Nährböden meist nicht für eine gute Kultur eignen, da sie zu viel Nährstoffe enthalten, so daß die Bakterienentwicklung überhand nimmt und die Amöben zugrunde gehen.

Das Verdienst von Frosch ist es, mit Hilfe des oben angegebenen Nährbodens ein Züchtungsverfahren gefunden zu haben mit geringerer Bakterienentwicklung und doch noch reichlicher Nahrung für die Amöben. Oft ist noch eine größere Verdünnung mit Leitungswasser anzuraten, wenn es sich um Formen handelt, die ursprünglich in feuchteren Medien leben, z. B. im Schlamm von Tümpeln, Teichen und Seen. Damit diese Formen überhaupt angehen, empfiehlt es sich, zu Anfang eine dünne Schicht Wasser auf die Agarplatten zu gießen, damit sich die Amöben allmählich ihrer neuen Umgebung

[1]) Dieser Nährboden erwies sich als überaus günstig nicht nur für Amöben, sondern auch für Infusorien, z. B. *Colpoda cucullus*, *Stylonichia mytilus* u. a. m., und für Flagellaten, von denen ich eine Art, die mit der von Dobell (1908) als *Copromonas subtilis* beschriebenen verwandt ist, aus dem Enddarm der *Lacerta agilis* in großen Mengen züchtete, und deren Bearbeitung Herr Berliner übernommen hat. Diese Art trat zusammen mit der *Amoeba diploidea* in den Kulturen auf, so daß wir des öfteren unsere Präparate tauschen konnten und ich mich veranlaßt sehe, Herrn Berliner für sein freundliches Mitarbeiten meinen Dank abzustatten. Auch Rotatorien und Nematoden ließen sich oft kurze Zeit so züchten. Selbst eine *Basidiobolus*-Art aus dem Darminhalte eines Schweines ging an.

anpassen können. So gelang es mir denn auch, selbst größere Formen zeitweise zu züchten aus dem Schlamm der drei Seen in Lunz. Allein für eine rationelle Weiterzüchtung größerer Formen scheint doch ein stetes feuchtes Medium unerläßlich zu sein, denn die größeren Formen von über 100 μ starben ab, sobald die Verdunstung des über dem Nährboden stehenden Wassers zu weit vorgeschritten war. Doch ich glaube, daß bei steter Erneuerung des Wassers auch bei diesen Formen eine Züchtung möglich ist. Da es mir jedoch darauf ankam, zunächst einmal das mir schon in großer Fülle zu Gebote stehende Material zu verarbeiten, so muß ich weitere Versuche in dieser Hinsicht einer späteren Zeit überlassen. Betreffs einer Reinzüchtung der Amöben ohne Bacterien muß ich den Angaben von Frosch (1897), Tsujitani, Zaubitzer (1901) und Vahlkampf (1904) beipflichten, wonach sie nicht möglich ist. Alle von mir untersuchten Amöben ernährten sich ebenfalls von Bacterien, nur gelegentlich auch von anderen kleinen Protisten; die Amöben sind daher auf Bacterien direkt angewiesen, weshalb auch alle Reinzüchtungsversuche stets ohne Erfolg verlaufen werden. Ausgeschlossen von dieser Züchtung auf dem verwendeten Nährboden sind alle parasitären Amöben, da sie wahrscheinlich anaerob sind und bei dem oben geschilderten Verfahren stets Sauerstoff zutritt. So gelang es mir trotz aller Bemühungen nicht, z. B. *Entamoeba muris* zu züchten. Was hingegen die Reinzüchtung der einzelnen Amöbenarten unter sich anbelangt, so brauche ich wohl kaum hervorzuheben, daß dabei, besonders bei dem Überimpfen auf neue Kulturplatten, die größte und peinlichste Sorgfalt und Sauberkeit geboten ist. Das Überimpfen geschah so, daß ich mit der ausgeglühten Platinnadel entweder von vegetativen Formen oder vom Cystenmaterial Ausstriche auf neue Kulturplatten machte, damit ich vor allem die einzelnen Arten stets isoliert zur Verfügung hatte ohne Verunreinigung mit anderen, so daß keine Verwechslung eintreten konnte. Die Kulturplatten wurden dann jedesmal mit genauer Angabe des Datums des Überimpfens und der Art versehen. Die beimpften Kulturplatten ließ ich im Thermostaten bei 26° C 2—3 Tage ruhig stehen, und stets trat dann eine reichliche Entwicklung aller untersuchten Amöbenarten ein. Dieses Ansetzen der Kulturen bei erhöhter Temperatur ist zwar nicht unbedingt erforderlich — die Amöben gehen auch bei gewöhnlicher Zimmertemperatur nach einiger Zeit an —, doch fanden die Amöben infolge der durch die erhöhte Temperatur hervorgerufenen reichlichen Bacterienentwicklung stets bessere Nahrung und gingen schneller an. Selbstverständlich be-

schränkte ich mich nicht allein auf das Material, das ich so erhalten hatte, sondern untersuchte auch die Amöben in den natürlichen Medien, in denen sie vorkommen. So konnte ich vor allem auch die Identität der aus dem Darm der Eidechsen gezüchteten Amöbe stets feststellen.

Das Anfertigen der Präparate nahm ich so vor, daß ich auf die Kulturen Deckgläschen legte, sie mit den daran haftenden Amöben nach kurzer Zeit wieder abhob und auf die Konservierungsflüssigkeit warf. Da auf älteren Kulturen die Amöben und vor allem die Cysten nicht so gut haften blieben, so wurden dünne Ausstriche auf Deckgläschen verwendet, und ich hatte so auf einem Präparat oft Hunderte von Individuen.

Zur Konservierung wurden verwendet: Sublimatalkohol, FLEMMING'sche Flüssigkeit und HERMANN'sche Flüssigkeit, die gleich gute Resultate ergaben.

Nachdem die Deckglasausstriche etwa eine halbe Minute in der heißen Konservierungsflüssigkeit gelegen hatten, brachte ich sie in Jodalkohol zum Auswaschen und dann in 70 proz. Alkohol. Eine Konservierung über der Flamme ist gänzlich unzulässig. Überhaupt muß ein Trockenwerden der Präparate stets vermieden werden, da sonst Schrumpfungen eintreten. Zur besseren Konservierung des vacuolisierten Plasmas ist eine etwa 50° C heiße Flüssigkeit anzuraten.

Die besten Färbungen, die erzielt wurden, gab HEIDENHAIN'S Eisenhämatoxylin. Nach ein- bis mehrstündigem Einwirken der Beize wurden die Präparate in die Farblösung getan, wo sie am besten 48 Stunden liegen blieben, da dann nach stattgefundener Differenzierung, die vielleicht 10 Minuten dauerte, der Kern und die Kernteilungsbilder am deutlichsten sich von dem abgeblaßten Protoplasma als scharf umrandete Gebilde abhoben.

Auch die Modifikation der Eisenhämatoxylinfärbung nach MOORE und BREINL (1907) gelangte mit Erfolg zur Verwendung. Einwirken der Beize etwa 10 Minuten, Färbung etwa 20 Minuten, so daß man schon nach einer halben Stunde gute Präparate erhielt. Doch ist die alte Methode wegen größerer Schärfe der Bilder vorzuziehen. Zur besseren Unterscheidung des Kernmaterials von den im Plasma liegenden Bacterien und Bacterienresten gab eine Doppelfärbung mit Eisenhämatoxylin und Carbolfuxin oder Pyronin gute Resultate.

Zur Kontrolle der viel angefochtenen Eisenhämatoxylinmethode dienten folgende Farblösungen: GRENACHER's und DELAFIELD's Hämatoxylin, Lithiumkarmin, Boraxkarmin, Parakarmin, Hämalaun,

Saffranin, die alle gute Bilder lieferten, wenn sie auch an Deutlichkeit weit hinter der HEIDENHAIN'schen Färbung zurückbleiben. Die Anilinfarben, wie Methylenblau und Methylgrün, ließen an Klarheit viel zu wünschen übrig. Die GIEMSA-Färbung versagte vollständig. Als Plasmafarben kamen Lichtgrün und Bordeauxrot in Betracht, die des öfteren einen guten Kontrast zur Kernfärbung gaben.

Nach Überführung durch die Alkoholstufen und Xylol wurden die Präparate in Cedernöl oder Kanadabalsam gebracht.

Intravitalfärbungen wurden mit verdünnten Lösungen von Bismarckbraun und Neutralrot angestellt, doch ohne nennenswerten Erfolg.

III. Biologisches.

Einen Unterschied in den Kernteilungs- und Entwicklungsvorgängen, deren Bearbeitung ich mir zunächst vorgenommen hatte, wie er eventuell infolge veränderter Lebensbedingungen hätte eintreten können, konnte ich nicht konstatieren, was wohl daraus zu verstehen ist, daß die generativen Funktionen sich gleich blieben. Was die vegetativen Funktionen anbelangt, so haben zunächst die Amöben, abgesehen von den verschiedenen osmotischen Verhältnissen des Vorkommens, überall die gleiche Nahrung vor sich, nämlich die Bacterien, die in den Medien vorhanden waren und die gleichfalls auf den Kulturen mit angingen. Dieser wichtige Faktor im vegetativen Leben blieb sich also gleich.

Als Anpassungserscheinung an die neuen Verhältnisse trat dagegen eine stärkere Vacuolisierung des Protoplasmas ein, wie es schon VAHLKAMPF bemerkt hat. Doch daß dieses Ausdehnen des Plasmas einen Einfluß auf den Ablauf der Kernteilung gehabt hätte, habe ich nicht konstatieren können, wenngleich auch der Kern natürlich durch die erhöhte Spannung der Wabenwände des Plasmas in Mitleidenschaft gezogen werden mußte. Meiner Erfahrung nach erstrecken sich die Spannungserscheinungen am Kern mehr auf die Kernsaftzone, werden hier gleichmäßig ausgelöst und haben auf das Caryosom wohl kaum mehr Einfluß.

Die stärkere Vacuolisierung des Plasmas erkläre auch ich mir wie VAHLKAMPF als „Ausdruck einer gesteigerten Körpertätigkeit“, da die Amöben mehr Wasser aufnehmen müssen in die Waben des

Plasmas auf dem festen Nährboden, um nicht auszutrocknen. Auf die Encystierung als weiteres Schutzmittel gegen Austrocknung komme ich noch zurück.

Die Bewegung der Amöben verlangsamt sich natürlich auf festen Nährböden. Die Amöben liegen oft dicht gedrängt, ohne daß jedoch ein Verschmelzen der Plasmaleiber eintritt, auch ein Grund, weshalb sie nicht, wie Doflein (1901) bei den „Strohamöben" vermutet hatte, als Myxomyceten anzusehen sind. Wir haben es zweifellos bei den meisten Limaxamöben, unter welchem Sammelnamen ich diese kleinen Formen bezeichne, mit zwar sehr primitiven, aber echten Amöben zu tun.

Was etwaige Unterschiede in der Exkretion anbelangt, die stets so erfolgt, daß vom Plasma meist am hinteren Teile des Individuums Nahrungsreste als kleine Ballen ausgestoßen werden, so wird sich diese Frage wohl kaum sicher entscheiden lassen, da man nur mit dem Objektiv 7 (Leitz) an die Amöben heran kann und feinere Details auf den Agarplatten nicht zu sehen sind. Hebt man die Amöben mit einem Deckglas von Agar ab und bringt sie trocken auf den Objektträger, so sterben sie alsbald ab.

Mögen daher die vegetativen Funktionen, wenn auch nur teilweise, einer Abänderung unterliegen, so ist das für die generativen Funktionen nicht anzunehmen, da ja einmal ihr strenger und regelmäßiger Verlauf sich mit großer Genauigkeit von Generation zu Generation vererbt — gewiß kommen auch anormale Zustände vor, die aber als pathologisch anzusehen sind — und meine Beobachtungen in dieser Hinsicht keinen Unterschied zwischen dem Ablauf der Kernteilungen in den natürlichen Medien und den Kulturen ergeben haben. Doch möchte ich immerhin dies mit Vorbehalt aussprechen, da für genauere Einzelheiten die Objekte zu klein sind.

Im Anschluß hieran möchte ich noch ganz kurz auf die äußeren Einflüsse eingehen, die sich bei der Technik ergaben oder deren Einwirkung experimentell untersucht wurde. Eingehende Untersuchungen über diese Fragen liegen uns vor von Verworn (1889 u. 1897) und auch Doflein (1907) behandelt kurz die Reizbarkeit der *Amoeba vespertilio.*

Bei niederen Temperaturen von 5° C an abwärts tritt Verlangsamung der Bewegungen ein und allmähliches Absterben, gleichfalls bei hohen Temperaturen von über 37° C. Das Absterben der Amöben z. B. durch Austrocknung habe ich anders als Vahlkampf es schildert, beobachten können, weshalb ich es hier erwähnen will. Das Plasma wird nicht fein granuliert, sondern vielmehr durch-

sichtig und äußerst vacuolig. Der Unterschied zwischen Ecto- und Entoplasma verschwindet vollkommen, indem das ganze Plasma eine feinpunktierte, aber von großen und zahlreichen Vacuolen unterbrochene Masse darstellt und sich abplattet, wobei es größere Dimensionen annimmt als gewöhnlich. Aus dem Plasma treten an mehreren seitlichen Stellen kleine Excretballen aus, bis auf einmal mit einem plötzlichen Ruck das ganze Tier auseinanderfließt und nur noch kleine lichtbrechende Körnchen zu erkennen sind. Der Kern oder die Kerne (z. B. bei *Amoeba diploidea*) treten klar hervor und verschwinden nicht gleich, sondern bleiben oft noch längere Zeit nach dem Platzen des Individuums bestehen.

Das künstliche Licht durch Gasbeleuchtung scheint auf den Ablauf der Kernteilung sehr verlangsamend zu wirken, denn ich habe oft Stadien mit dem Beginn der Kernteilung beobachtet, deren weitere Teilung aber nur bei starker Abblendung oder beim Beobachten mit Tageslicht zu verfolgen war. Eine plötzliche Einstellung des künstlichen Lichtes wirkte dermaßen hemmend ein, daß oft die Kernteilung unterbrochen wurde und, falls sie noch nicht zu weit vorgeschritten war, der Kern wieder seine ursprüngliche Gestalt annahm.

Als Auslösungs- und Anpassungserscheinung an äußere Faktoren ist auch die Encystierung aufzufassen, mit der Hand in Hand oft geschlechtliche Vorgänge sich abspielen, die aber sicherlich ursprünglich mit der Encystierung in keinem kausalen Zusammenhange stehen. Vielmehr sind sie erst nachträglich in die Cyste verlegt worden, weil wir ja hier ein Stadium der Ruhe vor uns haben, so daß sie sich hier ungestörter vollziehen können. Daß die Encystierung mit geschlechtlichen Vorgängen nichts zu tun hat, sehen wir am besten daraus, daß bei sämtlichen Meeresprotozoen bisher keine Cysten bekannt sind, weil sie eben nicht gebraucht werden, sei es als Schutz gegen Austrocknung, sei es als Anpassung an irgendwelche anderen Verhältnisse, wie sie für die Übertragung von parasitären Protozoen nötig erscheint. Auch können agame Fortpflanzungserscheinungen im Zusammenhang stehen mit einer Cystenbildung, doch auch hier handelt es sich wohl um eine sekundäre Vereinigung beider Prozesse.

Die Cystenbildung geht bei den von mir untersuchten Formen genau so vor sich wie bei *Amoeba proteus* nach Scheel (1899) und *Amoeba limax* nach Vahlkampf (1904). Auf die Einzelheiten gehe ich bei der Besprechung der einzelnen Arten ein.

Bei den limaxähnlichen Formen trat schon nach 2—3 Tagen

nach dem Überimpfen auf eine neue Kulturplatte, die bei 26° C gehalten wurde, die Encystierung ein und zwar so, daß am Rande und an den freien Stellen auf den Kulturplatten immer noch vegetative Formen überwogen. Bei Zimmertemperatur von durchschnittlich 16—18° C verzögerte sich die Encystierung kurze Zeit.

Als Grund der Encystierung nimmt VAHLKAMPF für *Amoeba limax* zunächst die drohende Austrocknung an, der die Amöben anheim fallen würden, falls sie sich nicht encystierten. Gewiß ist dies ein Faktor, der dabei mitspricht, doch er ist nicht der einzige. Und nicht immer hat er Geltung. So lebten beispielsweise noch vegetative Individuen von der *Amoeba diploidea* auf einer Kulturschale, auf die schon wochenlang vorher übergeimpft war. Der Nährboden war so trocken, daß bei einem Abklatschpräparat, auf dem sonst sehr viel Individuen haften blieben, nur wenige am Deckglas hängen blieben. Die Amöben können sich also auch ohne Encystierung an ein trockneres Medium gewöhnen, falls die Verdunstung des Wassers langsam fortschreitet. Trockenheit allein kann nicht maßgebend sein für die Encystierung, wenn sie auch oft den Hauptfaktor abgeben mag. Auch andere Gründe, die auch als Schutzmittel aufzufassen sind, üben ihren Einfluß aus auf die Encystierung. So wird eine allzureichliche Bakterienentwicklung, wie sie bei dem Temperaturoptimum eintritt, eine beschleunigte Encystierung hervorrufen müssen, falls die Amöben von den Bakterien nicht vernichtet werden wollen, wie man es tatsächlich oft beobachten kann. Selbst Cysten, die noch keine Gallerthülle um sich abgeschieden haben, werden nicht verschont.

Nahrungsmangel kann auch zur Encystierung führen. Ferner tritt bei zu großer Kälte und Hitze, wenn sie nicht zu schnell einwirken, eine Hemmung der vegetativen Funktionen ein, die schließlich zur Encystierung führt. So spielen also mancherlei Faktoren bei der Encystierung mit, die der Hauptsache nach Stoffwechselvorgänge darstellen.

Man kann die Encystierung und die Befruchtung, meist eine Autogamie, die sich bei beginnender Cystenbildung oder in der Cyste bei einer Reihe der von mir untersuchten Arten abspielt, verhindern, wenn man die Amöben jeden Tag überimpft. Hierdurch steht eine Methode zur Verfügung, um zu prüfen, ob die von R. HERTWIG (1889, 1902), MAUPAS (1889) und CALKINS (1904) ausgesprochene, neuerdings von ENRIQUES (1907) wieder angezweifelte Depression und der physiologische Tod eintritt.

Ich habe dieses ständige Ueberimpfen bei der *Amoeba froschi*

etwa $2^1/_2$ Monate durchgeführt, doch waren keinerlei Degenerationserscheinungen an den Individuen wahrzunehmen. Dies mag nun seinen Grund haben einmal in der zu kurzen Dauer des Versuches und dann in der Kleinheit des Objekts. Doch so viel steht mit Sicherheit fest, daß während dieser Zeit die Amöben keinen Ruhezustand in der Cyste mit irgendwelchen geschlechtlichen Vorgängen durchgemacht haben. Auf Kontrollplatten dagegen, die ich nebenbei führte, zeigte sich, daß die Neigung der Amöben, sich zu encystieren, mit der Dauer des Versuches zunahm, so daß ich gegen Ende des Versuches schon mindestens alle 24 Stunden auf neue Platten überimpfen mußte, damit sich die Amöben nicht encystierten, was auf den Kontrollplatten regelmäßig geschah. Diese Tatsache scheint darauf hinzudeuten, daß gewisse geschlechtliche Vorgänge, wie sie sich in der Cyste abspielen, schließlich nicht umgangen werden können, damit keine Degeneration eintritt. Mit Rücksicht auf das eigentliche Thema meiner Arbeit habe ich vorläufig die Untersuchungen abgebrochen, denke sie jedoch an der etwas größeren *Amoeba diploidea* und *A. albida* fortzusetzen, da es nicht unwichtig sein dürfte, die Erscheinungen am Organismus genauer zu studieren. die sich ergeben, wenn man die geschlechtlichen Vorgänge verhindert. Ein weiteres Eingehen auf diese Fragen muß ich mir deshalb für eine spätere Zeit vorbehalten.

Eine interessante Rolle spielen die Parasiten der Amöben, da sie oft Veranlassung dazu gegeben haben, eine scheinbare Sporenbildung bei den Amöben zu konstatieren, die in Wirklichkeit in den Entwicklungskreis der betreffenden Parasiten gehört.

So liegen uns z. B. Beobachtungen vor von Carter (1863) und Wallich (1863), die nach der genauen Untersuchung von Prandtl (1907) an *Allogromia sp.*, einem Parasiten der *A. proteus*, wohl als parasitische Infektion mit nachfolgender Gametenbildung der Parasiten gedeutet werden müssen. *Allogromia* gehört zu den Testaceen und ihr Zeugungskreis ist verwandt mit dem von *Phonergates vorax* nach Buck (1873), von *Pseudospora volvocis* nach Robertson (1905) und vor allem von *Chlamydophrys stercorea* nach Schaudinn (1903). Auch Kernparasiten kommen bei Amöben vor, so z. B. *Nucleophaga* nach Dangeard (1895) und nach Doflein (1907). Gerade diese Erscheinungen lehren uns, daß überall bei Erforschung der Fortpflanzungsverhältnisse und der Vorgänge am Kern die größte Vorsicht geboten ist, und ich kann nicht unterlassen an dieser Stelle meinen Zweifel auch bezüglich der Untersuchungen von Bott (1907) an *Pelomyxa* auszusprechen. Ein einwandfreier Beweis, der wirklich

dafür spricht, daß wir es mit Entwicklungsstadien der betreffenden Amöben und nicht um Parasiten oder um Verunreinigung der Kulturen mit anderen Formen zu tun haben, scheint mir nicht geliefert zu sein. Auch in meine Untersuchungen griff zeitweise eine Infektion der Amöben mit Parasiten ein, so besonders bei *A. froschi*, *A. lacertae* und *A. albida*. Von den beiden erst genannten waren oft die Cysten ganz mit Parasiten angefüllt, deren Natur ich leider bei ihrer Kleinheit nicht festzustellen vermochte. Doch erinnern die Bilder (Fig. 39) teilweise sehr an die von Prandtl betreffs der *Allogromia*.

Bei der *A. albida* traten in den vegetativen Formen (Fig. 83—85) oft feine Pünktchen auf, die immer zahlreicher wurden und schließlich zu kleinen, rundlichen Lebewesen mit deutlich erkennbarem Kern heranwuchsen, wie ich lückenlos auf meinen Präparaten verfolgen konnte. Auch außerhalb der Individuen traten diese Mikroorganismen auf und zwar dann häufig als kleine Flagellaten. Das weitere Schicksal dieser Flagellaten und das Ausschlüpfen aus den Amöben habe ich noch nicht verfolgen können. Oft traten auch Planosarcinen auf in den Cysten der *A. albida*, die sie dann zum Absterben bringen.

IV. Morphologie und Entwicklungsgeschichte der einzelnen Arten.

a) *Amoeba froschi* Hartmann.

Ich begann meine Untersuchungen mit einer Amöbe, die schon Herr Dr. Hartmann teilweise untersucht hatte und die von Herrn Geheimrat Frosch aus Gerberlohe gezüchtet war. In einer theoretischen Arbeit von Hartmann und Prowazek (1907) ist die Kernteilung dieser Form nach Abbildungen von mir schon kurz beschrieben worden, und bei dieser Gelegenheit hat die Amöbe zu Ehren des um die Amöbenzüchtung so verdienten Forschers den Namen *Amoeba froschi* erhalten.

Amoeba froschi gehört zum Typus der von Vahlkampf (1904) unter dem Namen *A. limax* beschriebenen Form, unterscheidet sich jedoch von dieser durch ihre Größe, ihr Vorkommen und ihre Fortpflanzung, indem die Kernteilung etwas anders verläuft, als sie Vahlkampf für seine *Amoeba limax* beschrieben hat.

Bezüglich des Gattungsnamens sehe ich mich veranlaßt, diese kleine Amöbenform zur Gattung *Amoeba* zu stellen, da sie, wenn auch eine geringe, Pseudopodienbildung aufweist und deshalb nicht zu der von HERTWIG und LESSER (1874) aufgestellten Gattung *Hyalodiscus* gehört, wie es auch PÉNARD (1902) und VAHLKAMPF bezüglich der *A. limax* getan haben, die schon von DUJARDIN (1841) beschrieben worden ist. Der Gattungsname *Hyalodiscus*, der früher auch für die Arten der *Amoeba limax* und *A. guttula* verwendet wurde, bleibt nur bestehen für die Formen, zwischen deren Pseudopodien sich eine dünne Membran ausspannt, wie dies bei der von F. E. SCHULZE (1875) unter dem Namen *Placopus ruber* aufgestellten Art der Fall ist. Da diese letztere Art jedoch mit der bereits im Jahre 1874 von HERTWIG und LESSER als *Hyalodiscus rubicundus* determinierten nach einer späteren Notiz F. E. SCHULZE's wahrscheinlich übereinstimmt, so dürfte nun wohl ihre Bezeichnung besser *Hyalodiscus rubicundus* lauten, welchen Namen auch PÉNARD (1902) für diese Art gebraucht.

Nach Klarstellung obiger Bezeichnungsweise gehe ich nun dazu über, die *A. froschi* zu beschreiben. Im Ruhezustande nimmt sie, wie wohl alle Amöben, eine kugelrunde Form ein, aus der heraus sie wie die *A. limax* lappenförmige, bucklige Pseudopodien ausstreckt. Wenn sie sich auch nicht mit diesen fortbewegt, so kann man ihr doch auf keinen Fall eine Pseudopodienbildung absprechen, auch wenn sie diese nur zur Befestigung auf ihre Unterlage verwendet. Bei ihrer Vorwärtsbewegung, die ähnlich wie bei *Amoeba limax* erfolgt, tritt häufig nur ein mehr oder weniger deutliches großes Pseudopodium auf. Ihre Bewegung ist als schnell zu bezeichnen und rasch wechselt sie ihre Gestalt, indem bald an dieser, bald an jener Stelle sich das hyaline Ectoplasma ausbuchtet und das Entoplasma leichtflüssig folgt, so daß, wie auch VAHLKAMPF bei der *Amoeba limax* erwähnt, ihre Bewegung niemals in einer geraden Vorwärtsbewegung sich äußert, sondern sie bald hierin, bald dorthin gleichsam fließt. Zur Illustration der Bewegungsform verweise ich auf die Figuren 1 u. 2.

Eine Pellicula ist nicht vorhanden, infolgedessen sie auch so leicht beweglich ist, während alle Formen mit Pellicula eine mehr oder weniger größere Trägheit in der Bewegung aufweisen.

Die Größe dieser Amöbe beträgt durchschnittlich etwa 8—12 μ, doch kommen auch kleinere Exemplare vor; der Durchmesser des Kerns etwa 1—2 μ. Die *Amoeba limax* ist nach VAHLKAMPF etwa 3 μ im Durchschnitt groß. Diese Angabe ist von PENARD (1905)

bezweifelt worden, doch seine Angaben von 60 μ ja sogar 100 μ bei dieser Spezies stehen hierzu in großem Kontrast und es liegt hier wahrscheinlich eine Verwechslung vor, die so erklärt werden kann, daß entweder Vahlkampf's Angaben zu niedrig sind — Zaubitzer (1901) gibt 5—7 μ an — oder, und das ist das wahrscheinlichste, daß Penard eine andere Form vor sich gehabt hat, die in ihrer Form und Bewegung den sehr kleinen *Limax*-Amöben gleicht und die man früher, als man die kleinen Formen noch nicht kannte, als *limax* bezeichnet haben mag. Nachdem jedoch durch Vahlkampf's genaue Beschreibung für eine der kleineren Formen der Name *limax* verwendet ist, empfiehlt es sich, diesen Speciesnamen nur für die Vahlkampf'sche Form zu verwenden. Gerade die geringe Größe ist für alle limaxähnlichen Formen mit charakteristisch und bleibt ziemlich konstant.

Die Körnchenströmung tritt bei *Amoeba froschi* als „vorwärts gerichtete Fontänenströmung" nach Rhumbler's (1898) Bezeichnungsweise auf, wenngleich die rückläufige seitliche Körnchenströmung nicht immer sehr deutlich zu sehen ist, so daß Vahlkampf sie sogar der *Amoeba limax* abspricht. Da die *A. limax* noch kleiner ist als *A. froschi*, so liegt es wahrscheinlich nur hieran, daß sie eben nicht mehr deutlich zu erkennen ist. Doch sie ist vorhanden, wie ich oft beobachtet habe, mag sie auch öfters nur eine langsam nach rückwärts verlaufende Strömung sein, die gelegentlich zum Stillstand kommen kann, so daß es so aussieht, als ob nur eine Vorwärtsströmung in der Mitte besteht.

Das Entoplasma enthält Einschlüsse von Bakterien und Nahrungsresten, sowie kleinen lichtbrechenden Körnchen, die jedoch der *Amoeba froschi* kein charakteristisches Gepräge verleihen, da diese Körncheneinschlüsse wohl bei allen Amöben vorkommen. Es ist andererseits sicher, daß bei manchen Arten die Körnchen sich als ganz charakteristische Kriställchen ausweisen, wie dies z. B. bei der *A. granulosa* Gruber, *A. lucens* Frenzel und *A. citrina* Penard der Fall ist. Auch bei den noch weiterhin zu beschreibenden Arten treten niemals bestimmte Kristalle auf.

Das Entoplasma ist ziemlich vacuolisiert und enthält eine bis mehrere contractile Vacuolen, die meist im hinteren Teile des dahinfließenden Individuums liegen. Auch auf gefärbten Präparaten ist oft eine große Vacuole zu sehen. Die Kontraktion ist unregelmäßig und weist keine bestimmten Zeiträume auf.

Das Ectoplasma zeigt sich als hyaliner Saum und nimmt etwa bei den in Bewegung befindlichen Individuen $^1/_3$ der Körpergröße

ein. In der Mitte des Körpers liegt der Kern ohne feste Kernmembran. Er besteht bei diesen doch ziemlich primitiven Amöbenformen eigentlich nur aus einem Caryosom, in dem alle färbbaren Substanzen enthalten sind und das vom Plasma durch eine helle strukturlose Zone, die Kernsaftzone, abgegrenzt ist. In der Mitte des Caryosoms kann man öfters, am deutlichsten bei Beginn der Kernteilung, ein Centralkorn beobachten (Fig. 25), das als Centriol zu deuten ist, wie aus der weiteren Schilderung hervorgehen wird. Auch im Leben ist dieses Centriol oft deutlich zu erkennen.

Vahlkampf hat bei der *A. limax* kein Centriol beobachtet, doch handelt es sich bei meinen limaxähnlichen Formen um ein tatsächliches Vorkommen, nicht um eine etwaige Täuschung infolge der Färbung, da es ja im Leben deutlich zu sehen und auch sein Teilungsvorgang zu verfolgen ist. Ich kann mir die Abbildungen Vahlkampf's zu Beginn der Kernteilung nur so erklären, daß er dieses Centriol bei der doch so nahe verwandten Form infolge ungenügender Differenzierung nicht gesehen hat. Auch im Leben wird es ihm infolge der Kleinheit des Objekts entgangen sein. Selbstverständlich ist das Centriol nicht bei allen Individuen zu sehen, da es auf Grund im theoretischen Teil zu erörternder Anschauungen mit dem Caryosom ein cyclisches Gebilde darstellt und meist nur zu Beginn einer Kernteilung in der Mitte des Kernes zu einem rundlichen stark färbbaren Korn sich differenziert. Bei der noch zu beschreibenden *A. lacertae* ist es im Leben überaus deutlich sichtbar.

Auf Grund vieler Beobachtungen habe ich mich von der tatsächlichen Existenz des Centriols überzeugt. Das Centriol ist ein aktives Gebilde, das bei seiner hantelförmigen Teilung (Fig. 26) die aufgelockerte Chromatinmasse des Caryosoms vor sich her zu schieben scheint, so lange bis die Tochtercentriolen an den Polen des längsgestreckten Kernes zur Ruhe kommen und der Verbindungsfaden, Centrodesmose (Heidenhain) sich auflöst (Fig. 27). Die geteilten Centriolen bilden bei der Kernteilung der *A. froschi* mit dem nach den Polen zu geschobenen Chromatin, die beiden Polplatten, die Vahlkampf als Polkörper bezeichnet. Auch bei meiner Amöbe kommt es zu Stadien auf den Präparaten, die uns wie die Fig. 28 eine ohne Centriolen vor sich gehende Teilung vorzutäuschen scheinen und die mit den von Vahlkampf in den Figg. 3 und 4 abgebildeten übereinstimmen. Das Centriol ist eben auf diesem vorgerückteren Stadium mit dem Chromatin bereits so verbacken, daß hier eine Sonderung nicht mehr erkennbar ist.



Nun beginnt in der Mitte des breiten Streifens, der zwischen den beiden Polkörpern sich hinzieht und aus nicht färbbarer Kernsubstanz, aus Achromatin, besteht, eine feine Granulierung sichtbar zu werden, die immer mehr zunimmt und sich zur Äquatorialplatte herausbildet (Fig. 29 u. 30). Das achromatische Zwischenband nimmt fädige Struktur an, die späteren Leitungsbahnen, auf denen sich die Chromosomen zu den Polen hin bewegen. Der Ansicht Vahlkampf's bezüglich des Entstehens der Äquatorialplatte kann ich mich anschließen. Auch ich deute dieses Entstehen so, daß von den an Größe immer mehr abnehmenden Polplatten das Chromatin in Form feinster Körnchen nach der Mitte zu wieder abströmt und zwar an der Außenseite, worauf Fig. 30 schließen läßt. Eine Ausbildung zählbarer Chromosomen konnte ich leider nicht konstatieren, vielmehr erscheinen die Äquatorialplatte und auch die Tochterplatten (Fig. 31 u. 32) stets mehr oder weniger homogen und lassen keine gesonderten Chromosomen, die vielleicht miteinander verbacken sind, erkennen. Die genaueren Vorgänge sind wegen der Kleinheit des Objekts kaum zu verfolgen und lassen eine Deutung über das Werden der Chromosomenindividualitäten nicht zu. Nach der Teilung der Äquatorialplatte in die beiden Tochterplatten, wobei auch die Details verloren gehen, rücken letztere nach den Polen zu und verschmelzen dort mit den Polplatten, während öfters noch das Centriol hervortreten kann (Fig. 33). Daraufhin schnürt sich der ganze Kern durch und nun beginnt auch die Zellteilung (Fig. 35), die hier immer erst auf diesem Stadium einzusetzen scheint.

Öfters kann sie auch vorläufig noch unterbleiben, und ich habe häufig Individuen mit zwei, ja sogar vier Kernen (Fig. 38) gesehen, so daß hier eine Anbahnung zur multiplen Fortpflanzungsweise vorzuliegen scheint.

Auf meinen Präparaten erhielt ich des öfteren Teilungsstadien, die von den normalen abwichen, jedoch nicht dermaßen, daß ich an zwei verschieden verlaufende Kernteilungen hätte denken müssen. In Fig. 36 ist der sich teilende Kern verbreitert, in Fig. 37 zusammengeschrumpft, was beides ganz sicher anormal ist und keinen besonderen Modus der Kernteilung darstellt.

Vahlkampf nimmt zwei Kernteilungen bei der *Amoeba limax* an, die eine mit deutlicher Chromosomenbildung, die andere mit „massiver“ Äquatorialplatte. Doch scheinen mir seine Figg. 17—21 einfach so zu erklären zu sein, daß die Chromosomen noch verbacken sind zu einer Äquatorialplatte und sich erst später daraus die Chromosomen seiner Fig. 8 ff. individualisieren. Ein prinzipieller Unterschied

liegt wahrscheinlich nicht vor, sondern die Teilungsbilder, die eine andere Kernteilung darstellen sollen, sind als spätere Stadien anzusehen. Bei meiner Form traten leider keine deutlichen Chromosomen auf, um diese Frage direkt zu entscheiden. Auch bei *Basidiobolus* sind uns nach FAIRSCHILD (1897) und nach LÖWENTHAL (1903) Kernteilungen beschrieben worden, die VAHLKAMPF zum Vergleich seiner beiden Teilungsmodi heranzieht. Bei dem Beispiel von *Basidiobolus* scheint ein doppelter Verlauf der Kernteilung auch sehr wahrscheinlich, wenn auch nicht absolut sicher. Ein doppelter Verlauf der Kernteilung ist auch theoretisch sehr gut möglich, und ist uns tatsächlich von PROWAZEK (1905 B) bei *Plasmodiophora brassicae* beschrieben worden. Eine Kernteilung ohne Chromosomenausbildung dürfte als primitiverer Zustand anzusehen sein.

Wie erwähnt encystieren sich die Amöben nach einiger Zeit auf dem Nährboden. Die Cysten der *Amoeba froschi* (Fig. 3) sind meist rundlich und etwas kleiner als die vegetativen Formen. Ihre Größe beträgt 7—10 μ. Das Plasma ist granuliert (resp. feinwabig) und läßt keine Vacuolen erkennen. Der Kern liegt meist in der Mitte. Die Cystenmembran besteht aus zwei Lamellen, wie bei *A. limax*, deren äußere von gallertiger Beschaffenheit und verschiedener Dichte ist, was oft wellige Konturen hervorruft, während die innere gleichmäßig und stark lichtbrechend das Plasma umgibt. Auf den Präparaten ist meist nur die innere Cystenhülle erhalten, während die äußere geschrumpft und abgehoben oder gänzlich verschwunden ist. Cystenbildung und Verlassen der Cyste verläuft genau so wie bei *A. limax*, so daß ich hierauf nicht näher einzugehen brauche.

Wohl aber muß ich noch erwähnen, daß ich Cysten mit zwei Kernen angetroffen habe, wie auch VAHLKAMPF bei *A. limax*, was mich veranlaßt hat, Untersuchungen anzustellen, ob eventuell hier eine Autogamie vorliegt. Herr Dr. HARTMANN hat früher schon im Leben eine Verschmelzung der zwei Kerne bei dieser Form beobachtet, doch konnte ich bei dieser kleinen Form kein abschließendes Urteil gewinnen über den genauen Verlauf mit der Reduktion, den ich dagegen bei der *A. albida* n. sp. mit aller Sicherheit feststellen konnte. Doch das Auftreten zweier Kerne sowie deren Verschmelzen scheint dafür zu sprechen, daß wir es auch bei diesen primitiven Formen mit einer Autogamie zu tun haben. (Vgl. hierzu auch S. 23.)

b) *Amoeba spinifera n. sp.*

Unter den Amöben, deren Kulturen mir Herr Geheimrat FROSCH freundlichst überließ, befand sich auch eine aus dem Ausstrich von

Spinnengewebe gezüchtete Amöbe, die in vielen Charakteren mit der *A. froschi* übereinstimmt, sich aber schon im Leben auf das Bestimmteste von ihr unterscheidet durch das ständige Vorkommen von gröberen und feineren Spitzen an den Pseudopodien, wie dies aus den Fig. 4—6 ersichtlich ist. Auch die Cysten sind anders, worauf ich noch eingehe. Die Kernteilungsbilder sind denen der *A. froschi* sehr ähnlich, wenn auch hier geringe Unterschiede vorliegen. Feine Spitzen und Ausläufer sind wohl des öfteren schon beschrieben worden auch bei *A. limax*, doch stets kommen sie dann nur am hinteren Ende der dahinfließenden Amöbe vor und sind keineswegs immer vorhanden. Bei meiner Form dagegen treten sie konstant an den Pseudopodien auf und zwar auch am Vorderende, so daß das hyaline Ectoplasma in überaus feinen Spitzchen ausgezogen zu sein scheint. Aus diesen Gründen halte ich mich für berechtigt, sie als neue Art zu bezeichnen und nenne sie *A. spinifera*.

Ihre Züchtung gelang ebensogut wie die der *A. froschi*, mit der sie in der Form und Größe im allgemeinen übereinstimmt. Die Bewegung geschieht gleichfalls wie bei der *A. froschi* und die kurzen lappigen Pseudopodien brechen bald seitlich hervor, bald stülpen sie sich nach vorn aus und bilden dann die oben erwähnten feinen Spitzen. Die Schnelligkeit der Bewegung ist geringer wie bei der *A. froschi* und gleicht mehr einem ruhigen Dahinfließen. Auch bezüglich des Ecto- und Entoplasmas ergeben sich Unterschiede zu der *A. froschi*, da jenes nicht sehr ausgedehnt und so scharf abgesetzt ist, dieses hingegen eine gröbere Struktur aufweist mit undeutlicherem Wabenwerk. Die contractile Vacuole tritt meist in Einzahl auf und kann beträchtliche Größe erreichen. In der Größe, die etwa 10—15 μ beträgt, zeigt die *A. spinifera* eine ziemlich konstante Eigenschaft wie alle *Limax*-Amöben. Der Kern ist verhältnismäßig groß und im Leben deutlich sichtbar; seine Struktur gleicht der von *A. froschi*.

Die Fig. 40—43 zeigen uns den Verlauf der Kernteilung, wobei zunächst sehr deutlich eine Centriolenteilung zu verfolgen ist. Dann tritt in Fig. 42 eine Aequatorialplatte auf, die auch hier keine Chromosomen erkennen läßt. Die Polplatten erscheinen ziemlich klein.

In Fig. 43 sind die Tochterplatten schon mit den Polplatten verschmolzen und dabei tritt noch einmal deutlich das Centriol auf. Daß wir es hier schon mit einem Endstadium der Kernteilung zu tun haben, erkennt man aus der leichten Einschnürung der Kernsaftzone. Die Kernteilung stimmt also im Prinzip mit der der *A. froschi* überein, wenn sie auch in kleinen Einzelheiten abweichen mag, wie

in einem später noch einmal eintretenden Sichtbarwerden des Centriols.

Die Cysten unterscheiden sich von denen der *Amoeba froschi* dadurch, daß ihre Außenmembran vielfach kleine Erhebungen aufweist, die sehr charakteristisch sind (Fig. 7). Ziemlich in der Mitte liegt der Kern mit kleinerem Caryosom, als es im vegetativen Leben gewöhnlich auftritt.

c) *Amoeba lacertae* Hartmann.

Eine weitere neue Art, auf die sich meine Untersuchungen erstreckten, ist eine Amöbe, die ziemlich regelmäßig im Enddarm von Eidechsen (*Lacerta agilis*) auftritt und die Herr Dr. Hartmann aus deren Kloakeninhalt gezüchtet hat. In der oben zitierten Arbeit von Hartmann und Prowazek (1907) ist ein Kernteilungsstadium dieser Form schon abgebildet und daselbst ist ihr auch der Name *Amoeba lacertae* gegeben worden.

Wenngleich diese Amöbe typischerweise im Darme lebt, so gelingt es doch leicht, sie zu züchten aus den Ausstrichen des Darminhaltes der Eidechsen. Sie scheint kein echter Parasit zu sein wie die Angehörigen der Gattung *Entamoeba* (Schaudinn), denn letztere lassen sich nicht ohne weiteres züchten. Ich fasse diese Amöbe daher ebenso wie die den Darm der Eidechsen bewohnenden Flagellaten (*Bodo lacertae*, *Trichomastix lacertae*, *Trichomonas lacertae*) als saprophytischen Darmbewohner auf. Die Nahrung bilden Bacterien.

Charakteristisch ist nun für diese Amöbenart, daß das Plasma äußerst grobvacuoligen Bau zeigt, der vor allem auf Präparaten mit seltener Klarheit hervortritt. In den Figg. 8 u. 9 ist die Amöbe im Leben abgebildet. Die Züchtung gelang sehr gut auf dem bekannten Nährboden. In den Kulturen, in denen die später noch zu beschreibende *Amoeba diploidea* auftrat, wurde sie von dieser Form verdrängt und diente mit als Nahrung, so daß nach Verlauf weniger Wochen kein einziges Exemplar der *A. lacertae* mehr zu finden war.

Die Bewegung ist ähnlich der der *A. froschi*; an der Seite des dahinfließenden Individuums treten oft größere, lappige Ectoplasmaausstülpungen auf, in die dann das Entoplasma nachströmt und die Bewegungsrichtung umändert. Die Schnelligkeit der Bewegung steht der der *A. froschi* nicht nach. Das Plasma ist, wie schon gesagt, sehr vacuolig und läßt oft bis zu drei contractile Vacuolen erkennen, von denen stets eine an Umfang größer ist und manchmal nur allein auftritt.

Die Größe der *Amoeba lacertae* schwankt zwischen 10—20 μ. Die Cysten sind kleiner (Fig. 11).

Der Kern ist im Leben gut zu erkennen. Auf gefärbten Präparaten tritt öfters am Rande des Caryosoms eine feine Körnelung auf. Diese Körner ballen sich zu größeren Brocken zusammen und sind durch ein feines Gerüstwerk miteinander verbunden (Fig. 45). Die Teilung des Centriols ist im Leben sehr deutlich zu verfolgen, da bei dieser Form die Centralspindel (Centrodesmose) erhalten bleibt, oft bis zur Bildung der Äquatorialplatte (Fig. 10).

In Fig. 48 haben wir ein Stadium vor uns, das wie die Fig. 28 bei der *A. froschi* wahrscheinlich überfärbt ist und worin so die im Innern vor sich gehende Centriolenteilung verdeckt wird, die in der Fig. 46 dagegen deutlich zu sehen ist. In Figg. 47 u. 49 sind die Centralspindel und die Äquatorialplatte dargestellt; in den Figg. 50 u. 51 weiterhin die beiden Tochterplatten und das Ende der Teilung. Die Beendigung der Teilung erfolgt ziemlich schnell, denn oft sind die beiden Tochterkerne dicht aneinander gelagert.

Die Cysten lassen keine Besonderheiten erkennen. Sie sind ziemlich fein granuliert. Die äußere gallertige Cystenhülle weist häufige Faltungen auf.

d) ***Amoeba lacustris n. sp.***

Diese Amöbe stammt aus dem Mittersee bei Lunz (Niederösterreich). Anfangs trat sie spärlich, dann in Berlin bald reichlicher auf den Kulturplatten auf, die ich mitgenommen hatte. Auf Grund geringer äußerer Unterschiede von der *A. limax* und auf Grund der Kernteilung, bei deren Studium sich ein etwas abweichendes Verhalten ergab, bezeichne ich sie als neue Art mit dem Namen *A. lacustris.*

Ihre Form ist mehr rundlich, und nur selten habe ich Exemplare angetroffen, die längsgestreckt dahinfließen. Der Körper der Amöbe ist sozusagen mehr knolliger, und es treten auf allen Seiten kurze, bucklige Pseudopodien auf (Figg. 12 u. 13), die rasch ihre Gestalt wechseln, so daß die Bewegung dieser Amöbe eine relativ leichtflüssige ist. Das Plasma ist ziemlich vacuolig auf Präparaten. Im Leben läßt diese Amöbe wie alle Limaxformen eine deutliche Sonderung in Ecto- und Entoplasma erkennen. Es sind zwei contractile Vacuolen vorhanden, die oft zu einer zusammenfließen. Die Größe schwankt zwischen 8 und 15 μ, die meisten Individuen sind etwa 10 μ groß. Die Cysten sind kleiner, etwa

6—8 μ und lassen den Kern deutlich erkennen (Fig. 64). Weitere Einzelheiten sind nicht wahrzunehmen.

Der Kern ist genau so beschaffen wie bei allen *Limax*-Formen (Fig. 56). Doch tritt bei der Teilung ein Unterschied hervor, indem nämlich die Äquatorialplatte an beiden Seiten kolbig verdickt ist.

Zunächst teilt sich das Centriol (Fig. 57), dann tritt die Äquatorialplatte auf, die auf beiden Seiten das Chromatin mit an sich zu reißen scheint, so daß auf späteren Stadien eben jene erwähnten kolbigen Verdickungen entstehen (Fig. 59—61). Chromosomen sind nicht zu erkennen. Die Äquatorialplatte ragt an beiden Seiten infolge der Anlagerung des Außenchromatins über die Zone der Spindel hinaus, wie es in Fig. 61 deutlich zu sehen ist.

Der weitere Verlauf der Teilung geht offenbar ziemlich rasch vor sich, da ich niemals ein Stadium mit zwei Tochterplatten gesehen habe. In Fig. 62 ist die Kernteilung schon beendet, und die beiden Tochterkerne liegen dicht aneinander, während sich doch sonst bei der Teilung der Kern allmählich in die Länge streckt und die Tochterkerne ziemlich weit auseinander zu liegen kommen. In Fig. 63 ist eine Verbindungsfaser der beiden Tochterkerne noch zu erkennen, die beide schon vollkommen von der Kernsaftzone umgeben sind.

Ich möchte noch bemerken, daß ich die oben geschilderte Teilung auch einmal in vivo verfolgen konnte, wo sie genau den eben geschilderten Verlauf nahm. Doch auch hierbei konnte ich die Tochterplatten nicht unterscheiden, vielmehr nahm die Teilungsgeschwindigkeit rapide gegen Ende der Teilung zu und die Tochterkerne trennten sich sehr schnell. Die Zeit, in der die Teilung bei künstlicher Beleuchtung stattfand, betrug 25 Minuten. Auch die Teilung des Centriols konnte ich hierbei nicht beobachten, wohl aber eine stärkere Anhäufung von Kernsubstanz an den Polen, so daß möglicherweise, als meine Beobachtung einsetzte, das Centriol schon geteilt war und die Tochtercentriolen mit der chromatischen Substanz in den Polplatten vereinigt waren. Die Äquatorialplatte trat dagegen sehr deutlich hervor.

a) ***Amoeba horticola n. sp.***

Zu den Amöben, die ich aus einem Aufguß von Erde, und zwar von Gartenerde, züchten konnte, gehört eine Spezies, die den bisher angeführten Amöben in gewisser Beziehung ähnlich ist, sich aber von ihnen unterscheidet durch etwas größere Gestalt und durch die Teilung des Kernes, wobei hier stets d i f f e r e n z i e r t e C h r o m o-

somen auftreten. Dadurch nähert sie sich der *A. limax*, doch auch mit dieser stimmt sie nicht überein, einmal bezüglich der Größe und dann der doch ganz anders verlaufenden Kernteilung. Ferner haben die Cysten mehr eine plump-ovale und oft ellipsoide Gestalt. Ich rechne sie trotz der oben angeführten Unterschiede zu der Gruppe der Limaxamöben, bezeichne sie jedoch als neue Art mit dem Namen *A. horticola.*

Ihre Form ist oft limaxähnlich, doch treten hier schon größere Pseudopodien auf (Fig. 14), wie auch die Individuen größer werden und etwa die Größe von 15—25 μ besitzen, so daß man diese Art eventuell als eine Übergangsform betrachten kann zu der nachher zu beschreibenden *A. albida n. sp.*

Eine Pellicula ist nicht vorhanden. Die Bewegung ist ähnlich der der *A. froschi*, was die Schnelligkeit anbelangt. Sie wechselt überaus rasch ihre Gestalt und hierbei treten deutliche lange Pseudopodien auf, so daß eine Vorwärtsbewegung mit Hilfe dieser hier sicher angebahnt wird. Ecto- und Entoplasma sind gut zu unterscheiden. Das Ectoplasma ist klar und durchsichtig und nimmt oft einen beträchtlichen Umfang des Individuums ein. Das Entoplasma ist grob granuliert und enthält kleine lichtbrechende Körnchen in großer Anzahl, die Einzelheiten in ihrer Gestalt nicht erkennen lassen. Das Entoplasma ist ferner im Leben ziemlich feinmaschig vacuolisiert. Selbst die contractile Vacuole, die hier in Einzahl auftritt, ist häufig kaum zu sehen.

Dagegen kann man die Körnchenströmung gut beobachten, die der Bewegung des Individuums folgt, wobei sich einzelne Körnchen in der Mitte immer ins Ectoplasma begeben und deutlich ein Nachströmen der Entoplasmamassen von hinten her zu verfolgen ist. An den Seiten scheint keine sehr ausgeprägte Rückwärtsströmung vorhanden zu sein, vielmehr bleiben die Körnchen hier häufig liegen, bis sie, wenn sie infolge des Fließens der Amöbe am hinteren Ende zu liegen kommen, in die Vorwärtsbewegung mit aufgenommen werden. Am anderen Ende angelangt, tauchen sie oft gleichsam unter und lassen die nachfolgende Entoplasmamasse über sich hinwegfließen, wobei sie eben oft auch zur Seite geschoben werden. Dann wiederholt sich die Bewegung von neuem.

Der Kern ist im Leben deutlich zu sehen und stellt sich gleichfalls als ein Caryosom dar, das durch die Kernsaftzone als hellen Hof vom Plasma geschieden ist. Hier treten uns aber schon Spuren von Außenchromatin in der Kernsaftzone entgegen, was weiterhin für eine Übergangsform zu der *A. albida* spricht.

Auch bei der die Zellteilung einleitenden Kernteilung dieser Form tritt ein sehr deutliches Centriol auf (Fig. 65 u. 66), das sich teilt, wobei sich das Caryosom in die Länge streckt. Auf dem in Fig. 67 abgebildeten späteren Stadium sehen wir bereits die beiden Tochterplatten, deren jede aus sechs Chromosomen besteht, von denen die drei unteren durch die darüberliegenden verdeckt werden. Wir haben also im ganzen zwölf Chromosomen vor uns und bei dem in Fig. 71 abgebildeten Endstadium sehen wir ganz deutlich deren Verteilung zu je sechs auf die beiden neuen Kerne. In obiger Fig. 67 sehen wir auch auf der einen Seite ein Korn liegen, das als Centriol zu deuten ist und nachher in Fig. 68 in die beiden Polplatten aufgenommen wird. Deutlich treten uns die oberen drei Spindelfasern entgegen, auf denen die einzelnen Chromosomen entlang wandern.

In Fig. 69 rücken die Tochterkerne ganz an die entgegengesetzten Enden des Individuums und sind nur noch durch eine deutlich wahrnehmbare, lange Faser verbunden, die wir uns aus den sechs Spindelfasern entstanden denken müssen, worauf nur noch schwache Andeutungen hinweisen.

Das Individuum streckt sich mehr und mehr in die Länge und schnürt sich endlich in der Mitte durch. Die Centralverbindungsfaser der beiden Tochterkerne ist oft bis zum Schluß überaus deutlich wahrnehmbar (Fig. 70). In Fig. 71 haben wir das schon oben geschilderte Stadium der beiden Kerne mit den je sechs Chromosomen vor uns.

Die Hoffnung, an dieser Form mit zählbaren Chromosomen eine Autogamie studieren zu können, hat sich leider bis jetzt nicht erfüllt. Die Cysten sind nur etwa 10 μ groß, und der Kern verkleinert sich sehr, so daß es ziemlich aussichtslos ist, hier die genaueren Einzelheiten einer Autogamie zu verfolgen.

Herr Dr. Hartmann hat mir eine Abbildung der Kernteilung einer anderen kleinen Erdamöbe (Fig. 55) und mehrere Präparate derselben Form, auf denen sich Autogamiestadien mit Verschmelzung der beiden Gametenkerne (Figg. 53 u. 54) befanden, freundlichst überlassen, die ich hiermit veröffentliche. Bei der Kernteilung dieser Form treten gleichfalls deutliche Chromosomen auf und zwar auch sechs in der Äquatorialplatte, deren in der Mitte beginnende Teilung in Fig. 55 schon angebahnt ist.

Anhangsweise möchte ich dann hier noch erwähnen, daß ich noch mehrere kleinere Amöbenformen in Kulturen gezüchtet habe, die ich erst später bearbeiten werde, so vor allem limaxähnliche

Formen aus Erdaufgüssen, ferner aus dem Schlamm verschiedener Seen und aus Kulturen, die mir Herr Professor Zettnow zur Verfügung gestellt hat.

Zum Schluß gebe ich mit kurzen Worten noch eine Charakterisierung aller der Amöben, die man als Limaxgruppe bezeichnen kann. Die Gestalt ist ziemlich längsgestreckt, größere Pseudopodien treten nicht auf. Die Größe ist relativ konstant und geht nicht über 30 μ hinaus. Der Kern stellt ein Caryosom dar, umgeben von der hellen Kernsaftzone, die manchmal schon Spuren von Außenchromatin enthalten kann. Eine Kernmembran fehlt noch. Die Kernteilungen variieren in Form und Ausbildung der Äquatorialplatten bald ohne, bald mit deutlichen Chromosomen. Konstant ist die Centriolenteilung, die die Kernteilung einleitet. Die Geschlechtsvorgänge bestehen in einer Autogamie. Zu dieser Gruppe gehören die *Amoeba limax* Vahlkampf als Typus, ferner die hier beschriebenen Arten *A. froschi*, *spinifera*, *lacertae*, *lacustris* und die in letzter Zeit vielfach aus Dysenteriestühlen gezüchteten und teilweise für Dysenterieamöben gehaltenen Formen. (Musgrave u. Clegg, Lesage, Walker, Weynon, Viereck.) Wie aus den Abbildungen der betreffenden Autoren hervorgeht, besitzen diese Formen dieselbe Größe usw. und denselben Bau des Kernes wie die Limaxformen, nämlich ein großes Caryosom mit hellem Hof (Caryosomkern). Sie stimmen somit nicht mit den echten parasitischen und pathogenen (Dysenterie-)Amöben überein, was auch schon Weynon und Viereck im Gegensatz zu Musgrave und Clegg usw. hervorgehoben haben.

Die Kernstruktur der parasitischen Amöben ist nämlich nach den Untersuchungen von Schaudinn, Weynon, Viereck, Hartmann eine viel kompliziertere. (Vgl. Abbildungen bei Hartmann und Wenyon.) Dasselbe gilt auch für die Cysten.

f) *Amoeba albida n. sp.*

Diese Amöbe, die ich aus einem Aufguß von Gartenerde aus unserem Institutsgarten gezüchtet habe, trat anfangs nur spärlich auf, doch nach einiger Zeit immerhin reichlich genug, um sie eingehend zu untersuchen.

Ich bemerke hier gleich, daß diese Kulturen aus Erde noch mit anderen Protozoen verunreinigt waren, ja es traten auch kleinere Limaxformen auf, die ich noch nicht genauer untersucht habe. Nach einigen Kernteilungsbildern, die ich von diesen kleinen Formen schon

besitze, stimmen sie in der Kernteilung mit den oben erwähnten Limaxformen überein und bieten weiterhin keine interessanten Eigenschaften. Die Kulturen waren also anfangs nicht rein, doch verschwanden später die limaxartigen Amöben. Eine genaue Unterscheidung der *Amoeba albida* von diesen kleinen Amöben war sehr wohl möglich, da sie die größte aller von mir untersuchten Formen darstellt und oft eine Größe bis nahezu 50 μ erreichte. Im Durchschnitt waren die Individuen der *A. albida* etwa 20—30 μ groß und weiterhin stets charakterisiert durch ihre überaus hyaline Beschaffenheit und die Klarheit und Durchsichtigkeit ihres Plasmas, weshalb ich sie *A. albida* nenne. Doch ist sie nicht zu verwechseln mit der *A. alba* PENARD, die ja eine Pellicula besitzt.

Auch von der vorher besprochenen *A. horticola*, die ja auch aus Gartenerde stammt, wenn auch von einem ganz anderen Orte, unterscheidet sich die *A. albida.*

Ich gehe nunmehr zur Beschreibung der *A. albida* über. Die Ausdehnung des hyalinen Ectoplasmasaumes ist aus den Figg. 17—19 ersichtlich, ebenso die Pseudopodienbildung und Gestaltsveränderung. Auf den Kulturplatten dehnt sich das Plasma noch mehr aus, so daß die Amöbe oft eine beträchtliche Größe einnimmt und nach allen Seiten in unregelmäßiger Art und Weise ihre Pseudopodien aussendet. Sie erinnert dann bisweilen an die *A. vespertilio*, mit der sie jedoch keineswegs identisch ist. Vielmehr sind die Pseudopodien beispielsweise zwar dünn und verjüngen sich stark nach ihren Enden zu, aber sie laufen niemals spitz aus, sondern sind stets abgerundet.

Die Bewegung ist als langsam zu bezeichnen. Selten nimmt die Amöbe runde Formen an, die Pseudopodien sind in ständiger Bewegung begriffen, erreichen aber nie die Größe und Ausdehnung des *Radiosa*-Typus, sondern treten ungleich auf und gehen stets wieder, wenn das Tier seine Richtung ändert, nach und nach zurück.

Im Entoplasma findet man stets eine Anzahl von Vacuolen, die besonders auf gefärbten Präparaten deutlich zutage treten. Es handelt sich teils um Flüssigkeits-, teils um Nahrungsvacuolen, die Bacterienhaufen in mehr oder weniger veränderter Form enthalten. Oft bilden diese Bacterienhaufen einen Ballen, der aus lauter kleinen rundlichen Bacterienresten sich zusammensetzt, wie aus den Figuren zu sehen ist. Auch Parasiten, auf die ich schon früher hingewiesen habe (Fig. 83 u. 84), treten in solchen Vacuolen auf. Gewöhnlich ist nur eine einzige große contractile Vacuole zu bemerken; es kommen jedoch auch zwei kleinere vor.

Der Kern, der in Einzahl vorhanden ist, besitzt eine Membran, an deren Innenseite Außenchromatin in Form feiner Körnchen anliegt, und unterscheidet sich dadurch von den bisher beschriebenen Kernen der *Limax*-Gruppe. Die Hauptmasse der färbbaren Kernsubstanzen ist auch hier noch im Caryosom vereinigt, das von einer ziemlich breiten wabigen Kernsaftzone umgeben ist. Der Kern ist im Leben sehr deutlich wahrnehmbar infolge seiner Größe. Das Caryosom weist häufig in seinem Innern Vacuolen auf, deren ich bis zu drei beobachtet habe. An gefärbtem Material trat des öfteren eine einzige große Caryosom-Vacuole auf, die von dem Chromatin des Caryosoms wie von einem Ringe umgeben war. Die färbbare Substanz des Caryosoms ließ bei genügender Differenzierung einen netzförmigen Bau erkennen. Die Maschen dieses Netzes waren von feinen Granula besetzt, vor allem an den Knotenstellen.

Zu Beginn der Kernteilung tritt im Innern des Caryosoms ein rundliches Gebilde, das Centriol, auf, das sich teilt (Fig. 72). Nicht zu verwechseln ist dieses Centriol mit etwaigen Kernvacuolen, die sich durch andere Färbung und Lichtbrechung unterscheiden. Vor allem sieht man die Teilung des Centriols sehr deutlich an nach HEIDENHAIN gefärbten Präparaten, natürlich nur nach entsprechender Differenzierung.

Der ganze weitere Kernteilungsvorgang verläuft nun so schnell, daß alle weiteren Einzelheiten ineinander übergehen. Die ganze Kernmasse ist so verbacken, daß eine deutliche Unterscheidung der Tochtercentriolen, der Äquatorialplatte oder gar der Chromosomen nicht möglich ist. In Fig. 73 sind die Tochtercentriolen noch wahrzunehmen. Doch das ist das einzige Bild, das ich von einer Centriolteilung erhalten habe. In der Fig. 74 sind die Tochtercentriolen mit der chromatischen Substanz so verbacken, daß man ihr weiteres Schicksal nicht verfolgen kann. Ob die Fig. 75 an dieser Stelle einzuschalten ist, vermag ich nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Möglicherweise kann sie auch nach Fig. 80 folgen, worauf die leichte Einbuchtung der Kernmembran hindeutet. Die Polplatten sind bei dieser Form stark ausgeprägt, wie in den Figg. 76 u. 77 zu erkennen ist. Es tritt dann in der Mitte die Andeutung einer Äquatorialplatte auf, am deutlichsten in Fig. 79. Während der Mitose des Caryosoms ist auch im Außenkern an der Membran noch Chromatin vorhanden. Diese Mitose erinnert an das von PROWAZEK abgebildete Teilungsstadium von *Entamoeba buccalis* (HARTMANN u. PROWAZEK 1907 Fig. 5) und läßt die Ineinanderschachtelung zweier Kerne deutlich erkennen. Eine Teilung der Äquatorialplatte habe ich

niemals auf Präparaten gesehen. Die Tochterkerne rücken nun sehr schnell auseinander, wobei die Kernmasse eine unregelmäßig gekrümmte Gestalt aufweist, und stehen oft, wie Fig. 81 zeigt, noch durch einen Faden in Verbindung, der auch bei der *Amoeba horticola* auftritt. In Fig. 82 haben wir das Endstadium vor uns. Die Tochterkerne runden sich ab und bald darauf tritt die Zellteilung ein.

Zu Beginn der in den Cysten dieser Form vor sich gehenden und genauer untersuchten Autogamie verkleinern sich nun die Individuen durch successive Zweiteilung, so daß oft eine Unterscheidung von den kleineren *Limax*-Formen schwierig wurde. Doch habe ich alle Übergangsstadien der Größenveränderung aufgefunden und kann mit ziemlicher Bestimmtheit sagen, daß die zu beschreibende Autogamie in den Cysten dieser Form vor sich geht. Die Cysten sind etwa im Durchschnitt 15 μ groß. Doch habe ich auch Cysten gefunden von etwa 20—25 μ, die dadurch charakterisiert waren, daß sie innere Schrumpfungen aufwiesen, wobei sie dann die Form eines fünf- bis mehrstrahligen Sterns annahmen (Fig. 20). Diese Cysten können sich oft zusammenziehen, so daß sie die mittlere Größe von 15 μ erreichen. Andererseits trocknen sie auch oft aus und gehen zugrunde, was daraus ersichtlich ist, daß sie einmal auf Präparaten nach Fixierung mit FLEMMING'scher Flüssigkeit eine intensive Gelb- bis Braunfärbung annahmen und sich nach HEIDENHAIN überhaupt nicht färbten, ferner auf Agarplatten, auf die sie übergeimpft wurden, nicht angingen, sondern von Bacterien vollends zerstört wurden.

In den normalen Cysten dagegen spielten sich nun die interessanten Vorgänge am Kern ab, die als Autogamie aufzufassen sind. Ich habe meine ausführlichen Untersuchungen gerade an dieser Form vorgenommen, weil sie größer als alle anderen ist und mithin auch die Kerne und Reduktionskörper größer und deutlicher erscheinen mußten als bei den Formen aus der *Limax*-Gruppe. Erschwert wurden die Untersuchungen durch das Auftreten von Zellparasiten, die oft die ganze Cyste füllten und die genaueren Vorgänge bei der Autogamie undeutlich erscheinen ließen, wenn auch der Kern sich durch intensivere Färbung von den helleren Parasiten unterschied (Fig. 85).

Weitere Schwierigkeiten bestehen in der immerhin doch relativen Kleinheit des Objekts und in unserer mangelhaften Färbetechnik. Gegeben ist vielleicht auch die Möglichkeit einer verschiedenen Deutung der erhaltenen Bilder bezüglich ihres zeitlichen Nacheinanders, das am lebenden Objekt absolut nicht zu verfolgen ist infolge der langen Dauer der Autogamie, die stets 24 Stunden

und darüber in Anspruch nimmt. Für Lebendbeobachtung ist hinderlich besonders auch die Undurchsichtigkeit der Cysten und das Vorhandensein von Körnern und Körnchen, von Bacterienresten und Parasiten. Trotz alledem glaube ich doch den Verlauf der Autogamie einigermaßen klar gestellt zu haben. Und zwar bot sich mir hierbei ein wichtiger Hilfsfaktor, nämlich das Auftreten eines vegetativen Kernes, der allmählich an den Rand der Cyste rückt und dort resorbiert wird. Die zeitlichen Beziehungen dieser einzelnen Stadien der Auflösung dieses Kernes zu der Ausbildung der sich am generativen Kern abspielenden Autogamie sind ziemlich konstanter Natur und lassen sehr wohl den Schluß auf die Aufeinanderfolge der Stadien am generativen Kern zu.

Zunächst liegt in der Cyste ein großer Kern mit sehr großem, stark färbbarem kompakten Caryosom (Fig. 86). In der Kernsaftzone ist kein Außenchromatin mehr vorhanden im Gegensatz zu den vegetativen Formen. Dieser große Kern teilt sich nun hantelförmig, meist durch heteropole Einschnürung (Fig. 87); allein nicht immer ist der Unterschied besonders auffallend (Fig. 88), vielmehr sind oft zunächst beide Kerne annähernd gleich groß. Leider sind keine Details bei dieser Kernteilung zu ermitteln.

Wie sich aus dem weiteren Schicksal der beiden Kerne ergibt, ist der große als vegetativer, der kleinere als generativer Kern aufzufassen, in Übereinstimmung mit dem Macro- und Micronucleus der Infusorien. Es ist dies mit ein Fall, wo die vegetativen und generativen Kernsubstanzen in 2 Kerne getrennt auftreten. Ähnliche heteropole Teilungen bei tierischen Organismen sind uns noch bekannt bei *Haemoproteus* und bei den Trypanosomen (Schaudinn u. Prowazek), bei der Doppelbefruchtung von *Didinium nasutum* (Prandtl 06) und bei den Dicyemiden (Hartmann 04 u. 07). Interessant ist im letzteren Falle, daß auch dort bei bei der heteropolen Teilung — allerdings einer echten Mitose — der große Kern zum vegetativen oder somatischen Kern wird.

Der vegetative Kern lockert sich während der Vorgänge am generativen Kern bei der *Amoeba albida* auf, gewinnt ein grobmaschiges Aussehen, rückt gewöhnlich an den Rand heran und plattet sich an der Cystenmembran ab. In Fig. 92 z. B. ist er schon so weit aufgelöst, daß nur noch seine scharf umrandete Außenkontur zu erkennen ist. Manchmal ist er auch auf diesen Stadien noch nicht ganz bis an den Rand gelangt (Fig. 93, 99 u. 100), doch ist dies nicht die Regel, vielmehr wird er meist schon früher resorbiert und verschwindet in Fig. 103 vollständig.

Der kleinere generative Kern nimmt währenddem eine ganz eigentümliche Form an, nämlich die einer unregelmäßigen und verbackenen Tetrade, wie sie in den Vorstadien der Ei- und Samenreife so vielfach beschrieben sind. Die Stadien dieser tetradenähnlichen Gestaltung des generativen Kerns liegen in den Figg. 90—94 vor. An einer Seite verdicken sich nun die Enden dieser übereinander gekreuzten Kernfigur und es tritt die Abschnürung zweier kleinen Kerne ein (Fig. 95), ein Vorgang, den wir als die Reduktionsteilung des einen Gametenkernes oder der beiden Gametenkerne aufzufassen haben, wie ich nachher auseinandersetzen werde. Es vollzieht sich dann auch am anderen Gametenkerne die Reduktionsteilung, wobei gleichfalls entsprechend den zwei Reduktionsteilungen bei der Eireife der Metazoen zwei Reduktionskerne abgeschnürt werden. In Fig. 96 haben wir also vier Reduktionskerne vor uns, die allmählich auf den weiteren Stadien der Figg. 97—100 resorbiert werden.

Inzwischen hat sich der generative Kern in der Mitte schon eingeschnürt, was als Beginn der Teilung der beiden nachher wieder copulierenden Gametenkerne anzusehen ist. Schwierig in der Deutung bleibt hier immerhin diese eigenartige und späte Teilung der Gametenkerne. Doch man muß schon vor der Reduktionsteilung eine innere, wenn auch noch nicht äußerlich beendete Teilung der Gametenkerne in den Stadien der Figg. 93—99 annehmen. In der Fig. 99 ist diese Teilung der beiden Gametenkerne bereits so weit fortgeschritten, daß diese nur noch durch einen dünnen Verbindungsfaden zusammenhängen. Die Gametenkerne rücken immer weiter auseinander, bis die Resorption der Reduktionskerne beendet ist (Fig. 100). Dann tritt allmählich wieder eine Annäherung ein, die schließlich zur Verschmelzung, der Copulation der Gametenkerne, führt, wie dies aus den Figg. 101—105 ersichtlich ist.

Das aus der Verschmelzung der Gametenkerne entstandene Syncaryon liegt meist etwas seitlich von der Mitte und verharrt im Ruhezustande, bis es bei der Excystierung, die bei der Übertragung auf neue Kulturplatten erfolgt, aufquillt und bald die Größe des Kernes der vegetativen Amöbenformen erreicht.

Da ich die oben geschilderte Serie nicht hintereinander am Leben verfolgen konnte, so könnte immerhin die Möglichkeit einer anderen Deutung der Reihenfolge gegeben sein. So könnten vielleicht die Stadien in den Figg. 91—93 als Verschmelzung gedeutet werden nach den Stadien der Figg. 99—101 mit daran anschließender Reduktion.

Doch ich glaube, daß die obige Schilderung dem wirklichen Vorgange der Autogamie entsprechen dürfte, vor allem eben im Hinblick auf die korrespondierenden Auflösungsstadien am vegetativen Kern.

Seitdem Schaudinn für *Entamoeba coli* (1903) und bald darauf Prowazek für verschiedene Flagellaten eine autogame Befruchtung festgestellt haben, sind eine Reihe ähnlicher Befruchtungsvorgänge inzwischen bekannt geworden (Schröder 1907 bei *Sphaeromyxa labrazesi*, Neresheimer 1907 bei *Ichthyophthirius*), so daß an dem Vorkommen derartiger geschlechtlicher Vorgänge wohl nicht mehr gezweifelt werden kann.

Eine zusammenhängende Darstellung aller dieser Befunde von M. Hartmann (1908) ist im Drucke und sei daher darauf verwiesen.

Das Charakteristische der Autogamie in allen angeführten und bisher bekannten Fällen besteht in der Verschmelzung zweier Gametenkerne eines und desselben Individuums nach vorangehender Teilung des Geschlechtskernes in zwei Gametenkerne mit anschließender Reduktion. Der ganze Vorgang spielt sich meist in einer Cyste ab.

Legen wir uns nun zunächst die Frage vor, ob wir es bei der Autogamie mit einer ursprünglichen Befruchtungsweise zu tun haben, so dürfte ihr Vorkommen, das bei den Amöben und primitiven Flagellaten fast ausschließlich den einzigen Modus eines geschlechtlichen Vorganges darstellt, vielleicht dafür sprechen, da die Autogamie eben den einfachsten Befruchtungsmodus abgibt, der sich an einem einzigen Individuum vollzieht. Andererseits scheint es sich, wie bei *Sphaeromyxa*, um einen rückgebildeten Vorgang (Pädogamie) zu handeln, ähnlich wie bei der Parthenogenese der weiblichen Formen sowohl bei Protozoen wie bei Metazoen, die mit der Autogamie verwandt ist und sicher als Rückbildung der geschlechtlichen Befruchtung anzusehen ist. Und wenn die Autogamie auch eine Rückbildung ist in manchen Fällen, so kann doch dies gerade ein Zurückgehen bedeuten auf einen primitiven Modus der Befruchtung, so daß die Autogamie ohne Zweifel als einfachste Lösung des Befruchtungsproblems jedenfalls bezeichnet werden muß ohne Rücksicht darauf, ob sie in der Tat auch die ursprünglichste Form darstellt. Eine Entscheidung dieser Fragen ist vor der Hand noch nicht zu fällen, ehe wir nicht mehr Fälle von Autogamie kennen, die uns einen Einblick in ihr Wesen gewähren.

Einer Erklärung harrt vor allem noch die Frage, worin die

Teilung des Geschlechtskernes in die beiden Gametenkerne begründet sei.

Ich möchte noch hinweisen auf die Ähnlichkeit der Bilder bei der hier beschriebenen Autogamie mit den Tetradenfiguren in den Vorstadien der Ei- und Samenreife, wenngleich wir es hier nicht mit einzelnen Chromosomen, sondern mit einem Kern resp. zwei Kernen zu tun haben. Ob es sich weiterhin dabei um ähnliche Vorgänge handelt, läßt sich vor der Hand nicht entscheiden.

g) *Amoeba diploidea* Hartmann und Nägler.

Über diese interessante Art, die durch die vollständige Autonomie der Gametenkerne während des ganzen Lebenszyklus charakterisiert ist, habe ich schon gemeinsam mit Herrn Dr. Hartmann in einer vorläufigen Mitteilung (1908) berichtet, wobei wir vor allem schon auf die theoretische Bedeutung speziell für das Reduktionsproblem hingewiesen haben. Hier sollen nun die genaueren Befunde über diese Form folgen.

Die *Amoeba diploidea*, wie wir sie auf Grund ihrer Doppelkernigkeit genannt haben, trat bei den Ausstrichen aus dem Inhalte des Enddarms einer Eidechse (*Lacerta agilis*) auf die Agarplatten auf, neben der gewöhnlichen und oben beschriebenen *A. lacertae.* Die *A. diploidea* unterscheidet sich von allen Arten durch das typische Vorkommen des Kernes in Zweizahl und durch ihren höchst eigenartigen Entwicklungszyklus, bei dem ich zum ersten Male in der Ordnung der unbeschalten Amöbinen eine Copulation zweier gleich großer Amöben in einer Cyste beobachtet habe.

Da es mir zunächst nur einmal gelang, sie in Ausstrichen aus dem Enddarminhalte einer Eidechse zu finden, und dann allerdings fortdauernd weiter zu züchten, so muß ich wohl annehmen, daß sie nicht ein typischer Bewohner des Eidechsendarmes ist, sondern vielleicht bei der Nahrung mit aufgenommen wurde als Cyste und so auch wieder zur Ausscheidung gelangte, da sie sich den neuen Verhältnissen nicht anpassen konnte.[1]) Trotzdem ich ca. 20 Eidechsen im Laufe meiner Untersuchungen zur Verfügung hatte, habe ich sie nur ein einziges Mal aus einem Kulturausstrich erhalten, was mich also zu der obigen Annahme berechtigen dürfte. Die Bestätigung hierfür erbringt der Umstand, daß ich diese Amöbe gegen Ende

[1]) Dasselbe gilt offenbar von den von Lésage, Musgrave u. Clegg und Walker aus Dysenteriestühlen usw. gezüchteten Amöben.



meiner Untersuchungen aus einem Aufguß von Gartenerde habe züchten können.

Auf den Kulturplatten ging die *A. diploidea* sehr gut an schon bei Zimmertemperatur. Sie ernährte sich von Bacterien, den Individuen der *A. lacertae*, die sie ganz zum Aussterben brachte, und von Flagellaten, die sehr nahe verwandt sind mit der von Dobell (1907) als *Copromonas subtilis* beschriebenen Art. Diese Flagellaten traten gleichfalls nur einmal auf. Die anderen Flagellaten, die als typische Parasiten der Eidechse zu bezeichnen sind, also *Bodo lacertae*, *Trichomastix lac.*, *Trichomonas lac.*, gingen auf den Agarplatten leider nicht an und kommen also als Nahrung nicht in Betracht. Die mit *Copromonas* verwandten Flagellaten bildeten dagegen mit eine Hauptnahrung der *A. diploidea* und oft habe ich Präparate erhalten, auf denen die Amöben im Innern von größeren Vacuolen noch deutlich erkennbar diese Flagellaten oder Individuen der *A. lacertae* enthielten.

Die *Amoeba diploidea* (Fig. 21) erinnert in ihrem Äußern sehr an gewisse Erdamöben, wie sie Penard (1902) beschrieben hat, z. B. an *A. sphaeronucleolus* und *A. alba*. Sie besitzt wie diese eine ziemlich resistente Pellicula. Auch Plasma- und Pseudopodienbildung erinnern lebhaft an obige Formen, so daß man sie sehr wohl als jenen nahe verwandt bezeichnen kann. Auch ihr Vorkommen spricht hierfür, da sie ganz sicher nur in dem einen Falle bei der Nahrungsaufnahme von den auf feuchter Erde lebenden Eidechsen auf Erdkrumen haftend mit in den Darm gelangt ist und sonst in der Erde lebt. Das Plasma ist deutlich gesondert in Ecto- und Entoplasma, vor allem in der Bewegung. Doch erreicht das Ectoplasma niemals die Ausdehnung wie bei der *A. albida*. Man könnte sie vielleicht verwechseln mit der *Entamoeba coli*, wenn nicht das eigenartige Vorkommen der zwei Kerne, auf das ich gleich eingehe, sie von jener scharf unterschiede. Die Pellicula weist häufige Schrumpfungen auf mit übereinander geschlagenen und gefalteten Linien wie bei der *A. terricola*. Die Pseudopodien entstehen als Ausstülpungen an der Oberfläche und werden niemals groß, sondern fließen vielmehr bald langsam wieder zurück. Die Bewegung geschieht so, daß sich das Ectoplasma langsam vorwölbt, einige stumpfe Ausläufer mit Faltungen bildet, während das Entoplasma mehr oder weniger grob granuliert folgt.

Die Größe beträgt etwa 15—30 μ im Durchschnitt, doch kommen auch noch größere Individuen vor.

Was diese Amöbe am besten charakterisiert, ist, wie gesagt, das Vorkommen des Kernes in Zweizahl. Doch nach dem oben

Gesagten geht wohl mit aller Sicherheit schon hervor, daß diese Form mit der *A. binucleata* (Schaudinn 1895) keineswegs übereinstimmt, da ferner auch die Kernteilung ganz anders verläuft. Die beiden Kerne liegen einander dicht an, wobei sie sich gegenseitig abplatten, und sind geschieden durch eine Zwischenmembran, die sich auf Präparaten dunkler färbt (nach Heidenhain) als die übrigen Teile der Kernmembran (Fig. 106).

Diese beiden Kerne sind, wie sich später herausstellen wird, die Gametenkerne, die bei der Copulation zweier Amöben nicht verschmolzen sind.

Der einzelne Kern besitzt ein stark ausgebildetes Caryosom, umgeben von einer hellen Zone, die sehr viel Außenchromatin enthält, das in einem feinen Alveolarwerk eingebettet ist. Gegen das Protoplasma ist der Kern durch eine deutliche Kernmembran abgegrenzt. Das Caryosom besitzt wabigen Bau mit deutlich erkennbarem Alveolarwerk (Fig. 107).

Bei der agametischen Zweiteilung teilen sich beide Kerne gleichzeitig, wobei die Teilungsfiguren zunächst parallel nebeneinander liegen, sich später aber überkreuzen und jedes Tochterindividuum von jedem Kern die Hälfte erhält. Das Caryosom läßt öfters im Innern ein großes Korn erkennen, das wohl entsprechend den übrigen Formen als Centriol anzusprechen ist (Fig. 107). Eine Teilung dieses Centriols zu verfolgen, war mir leider an diesem Objekt nicht möglich, da die Chromatinmasse des Caryosoms bei der Teilung so verbacken ist, daß trotz schärfster Differenzierung eine Sonderung nicht erkennbar ist. Bei der Kernteilung, die in den Figg. 108—117 abgebildet ist, strecken sich die Caryosome zunächst in die Länge (Figg. 108—110). Das Außenchromatin bildet anfangs eine ringförmige, körnige Zone in der Mitte des gestreckten Caryosoms, später wird es im Caryosom aufgenommen (Figg. 112 ff.). Auf späteren Teilungsstadien (Figg. 113—116) schnürt es sich an den Enden wieder ab und hängt oft noch durch einen Verbindungsfaden mit der Caryosommasse zusammen. Schließlich löst es sich ganz los und bleibt als lockere Masse an den Polen gelagert (Figg. 114 u. 125).

Die Kerne legen sich übereinander zu einer chiastischen Stellung und enthalten im Innern des Caryosoms oft mehrere größere und kleinere Vacuolen (Figg. 114 u. 115), die in Fig. 118 besonders groß ausgebildet sind.

In Fig. 111 tritt das Außenchromatin bei der Kernteilung gesondert auf und ist zunächst noch nicht mit den chromatinhaltigen Polplatten des Caryosoms verbacken, die hier durch eine Central-

spindel in Verbindung stehen. Dieses betreffende Stadium zeigt uns ganz deutlich eine Sonderung der Kernbestandteile und kann eventuell als Zwischenstadium gedeutet werden, wo nun eine Äquatorialplatte sich bilden kann. Diese ist jedoch nicht zu erkennen infolge der nun auftretenden Verbackung der Kernmasse, wohl aber sind auf späteren Stadien (Fig. 115) die Tochterplatten wahrzunehmen, die nach der Mitte zu zugespitzt etwa die Gestalt eines stumpfen Dreiecks besitzen. Die Teilung verläuft also nur scheinbar amitotisch. Die Doppelkerne rücken zum Schluß an die entgegengesetzten Enden der Zelle und hängen oft noch durch einen dünnen Faden zusammen. Die Zelle beginnt sich jetzt zu teilen und jedes Tochterindividuum hat mithin wieder zwei Kerne, die sich aneinander lagern (Fig. 116). Das Außenchromatin, das sich in etwas verdichtetem Zustand vom Caryosom losgelöst hatte und diesem gegenüber im Kerne lag (Fig. 117), löst sich vollends auf und umgibt wieder in Form feiner Körnchen das Caryosom.

Durch einander korrespondierende Kernteilungen, die nicht immer gleich eine Zellteilung im Gefolge haben, kommen Multipla der Zweizahl des Kernes vor, also 4, 6 (Figg. 119 u. 120) und sogar 8 Kerne, was ich als die Höchstzahl betrachten muß, da ich niemals Individuen mit höherer Kernzahl gesehen habe. Und auch diese Formen mit 8 Kernen sind immerhin selten. Daß es auch anormalerweise Individuen mit ungerader Kernzahl gibt, möchte ich nicht unerwähnt lassen. So sieht man bisweilen drei- und fünfkernige Formen (Fig. 121), was wohl darin seine Erklärung findet, daß bei der vor sich gehenden Kernteilung ein Kern sich nicht mit teilt und so eine ungerade Zahl herauskommt.

Ja selbst einkernige Formen habe ich, wenn auch selten und meist nur bei jungen, eben aus der Cyste geschlüpften Individuen gesehen. Diese Individuen wachsen entweder zu relativ großen Formen mit einem einzigen großen Kern heran (Fig. 122), oder ihre Kerne teilen sich (Figg. 123 u. 124) und die Tiere gehen zugrunde, wie man oft aus der völlig veränderten Struktur des Plasmas schließen kann. Auf die Entstehung der einkernigen Formen gehe ich erst später ein.

Nach obiger Schilderung der von der gewöhnlichen Form durchaus abweichenden und seltenen Kernteilungsmodi gehe ich nun dazu über, die beobachtete Copulation zweier Amöben zu beschreiben. Es handelt sich bei dieser Copulation um eine Macro-isogamie, wobei stets zwei annähernd gleich große Amöben copulieren, nachdem sie einige Zeit (2—3 Wochen) übergeimpft sind. Daraufhin umgeben

sie sich mit einer gemeinsamen Cystenmembran und verschmelzen vollkommen innerhalb der Cyste (Fig. 127). Dieses Aneinanderlagern verschiedener Amöben und gemeinsame Encystieren habe ich auch im Leben verfolgen können (Fig. 22 u. 23).

Zunächst lockern sich die ganzen Kerne auf (Fig. 128). Das Caryosom gibt Stoffe ab und verdichtet sich noch mehr. In der Cyste sieht man die beiden Copulanten noch scharf getrennt. Die Kerne geben nun Chromatin in Form von Chromidien ab, die allmählich zugrunde gehen und somit als vegetative Chromidien aufzufassen sind. Während dessen verschmelzen die beiden Kerne in jedem Copulanten (Figg. 129 und 130) und allmählich auch die Plasmaleiber der copulierenden Amöben (Fig. 131 ff.). Sobald diese Verschmelzung der Caryosome und damit das Endstadium der vorausgegangenen Befruchtung erreicht ist, setzt bei beiden Syncaryen die Reduktion ein. Die Caryosome teilen sich wieder, wobei einmal eine vollkommene Durchschnürung auch des gesamten Kernes eintreten kann (Fig. 131), im anderen Falle die geteilten Caryosome noch von der gemeinsamen Kernmembran zunächst umschlossen sind (Figg. 132 u. 133). Auf die Bedeutung der zwei Modifikationen der Reduktionsteilung für die Zurückführung der Kernreduktion durch Ausstoßen von Caryosomteilen bei anderen Protozoen auf die gewöhnliche Kernteilung haben wir schon in der vorläufigen Mitteilung hingewiesen.

Diese Teilung ist als erste Reduktionsteilung zu bezeichnen. Während sich nun der eine abgeschnürte erste Reduktionskern nochmals teilen kann, wie dies in den Figg. 134—136 dargestellt ist, geht bei dem ursprünglichen Caryosom die zweite Reduktionsteilung vor sich, so daß wir es also im ganzen mit sechs Reduktionskernen zu tun haben (Fig. 136), die zugrunde gehen.

Die beiden Syncaryen rücken dann aneinander, platten sich ab und besitzen im Innern ein kleines Caryosom und wenig Außenchromatin (Figg. 137 u. 138).

Nach dem Überimpfen auf eine neue Kulturplatte schlüpfen die Tiere aus und zwar in der Regel mit den zwei aneinander gelagerten Kernen, um von neuem den vegetativen Abschnitt ihres Lebenszyklus zu beginnen. In Figg. 24 u. 139 sind solche Individuen dargestellt. Das Plasma wird vacuoliger, die Caryosome werden größer und das Außenschromatin nimmt an Menge zu. Damit ist der höchst eigenartige Entwicklungszyklus der *A. diploidea* beschrieben.

Zum Schluß möchte ich noch für die Entstehung der einkernigen Individuen verschiedene Möglichkeiten schildern, die nebeneinander vorkommen, wie ich mich überzeugt habe.

Der erste Fall ist der, daß infolge irgendwelcher Degenerationen die eine der copulierenden Amöben zugrunde geht, so daß hier gleichsam eine Art Parthenogenese vorliegt, wo nun die beiden Kerne des nicht degenerierten Individuums zu dem Syncaryon verschmelzen (Fig. 125). Dieser Fall ist der häufigste.

Ferner kann es auch — wenn auch nur zwei Fälle zur Beobachtung gelangten — vorkommen, daß die beiden reduzierten Gametenkerne der copulierenden Amöben zu einem einzigen Kern verschmelzen (Fig. 126).

Die weitere Möglichkeit, daß sich nur eine Amöbe encystiert und aus der Cyste durch Verschmelzung der Kerne ein Individuum mit nur einem Kern hervorgeht, habe ich nicht beobachten können, wenn auch diese Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen ist.

Die Bedeutung, die den hier geschilderten Befunden an der *Amoeba diploidea* zukommt für die sogenannte Hypothese der Gonomerie der Keimbahnzellen (HAECKER) und vor allem für die Erklärung des Reduktionsproblems ist schon in der vorläufigen Mitteilung eingehend erörtert worden. Hier soll daher nur auf einige Punkte noch hingewiesen werden.

Wir haben gesehen, daß es sich in diesem Falle sogar um ein Selbständigbleiben, um eine Autonomie zweier Gametenkerne während des ganzen vegetativen Lebens bis zu der durch die Copulation zweier Amöben eingeleiteten Verschmelzung mit darauf folgender Reduktion handelt.

Nachdem durch RÜCKERT, HAECKER, CONKLIN u. a. m. sogenannte gonomere Kernzustände bekannt geworden waren, hat HAECKER später versucht, diese Gonomerie für die ganze Keimbahn nachzuweisen. Doch konnte er in seinen Untersuchungen nur das häufige Vorkommen zweier symmetrischer Nucleolen als Beweis dafür anführen. HAECKER (1902) hat damals sowie in einem späteren Referat (1907) alle Beobachtungen, die für eine Gonomerie zu sprechen scheinen, zusammengestellt, worauf ich hier verweise.

All das von HAECKER zusammengetragene Material ist jedoch nicht imstande, seine Hypothese zu beweisen, wie vor allem O. HERTWIG (1906) und FICK (1907) ausgeführt haben.

Abgesehen von der *A. diploidea* gibt es jedoch auf pflanzlichem Gebiet zwei einwandsfreie Beispiele, das eine von CLAUSSEN an *Pyronema confluens*, einem Ascomyceten, das andere von BLACKMAN

und FRASER und von CHRISTMAN an Uredineen, worauf ich wegen der Klarheit und Deutlichkeit dieser Befunde näher eingehen möchte.

Bei *Pyronema confluens* (CLAUSSEN 1908) haben wir einen analogen Fall von verzögerter Kernverschmelzung, indem dort die zwei nebeneinander gelagerten Sexualkerne, die nach älteren Angaben (HARPER) im Ascogon verschmelzen sollten, sich durch die Keimbahn der ascogenen Hyphe hindurch bis zur Bildung des primären Ascuskernes erhalten und dann erst verschmelzen, worauf sofort die Reduktion eintritt.

Ein weiteres Beispiel geben die Uredineen ab (BLACKMAN 1904, BLACKMAN u. FRASER 1907, CHRISTMAN 1905 u. 1907, FISCHER 1907), wo die Kernverschmelzung erst in der Teleutospore eintritt. Wir haben bei den Uredineen zu unterscheiden zwischen der sexuellen Generation, die nach dem Grundtypus der Uredineenentwicklung von der Basidiospore bis zur Anlage der Aecidiospore reicht, und der sporenbildenden agametischen Generation, welche die Aecidiosporen, Uredosporen, Teleutosporen umfaßt und mit der Bildung der Basidiosporen abschließt. Der Sexualakt findet beim Verschmelzen zweier Hyphen, die aus den Basidiosporen entstanden sind, statt und zwar zur Anlage der Aecidiosporen. Die aus der Befruchtung hervorgegangene agametische Generation hat nun stets zwei Kerne, die unverschmolzenen Gametenkerne, in jeder Zelle.

Mit LOTSY (1907) kann man die erste Generation auch als x-Generation bezeichnen, da die Zellen einkernig sind und die Kerne die einfache Chromosomenzahl besitzen (haploid), ferner die zweite als 2 x-Generation, da hier einmal die Zellen doppelkernig (diploid) sind, ein sogenanntes Syncaryon [1]) besitzen und weiterhin in der Teleutospore einen einzigen Kern mit doppelter Chromosomenzahl. Die Reduktion tritt bei der Basidienbildung ein durch je zwei aufeinander folgende Kernteilungen, so daß die vier Basidiosporen bildenden Zellen je einen Kern mit halber Chromosomenzahl erhalten und nun die Basidiosporen liefern.

Vergleichen wir nach obiger Bezeichnungsweise LOTSY's den Entwicklungsgang der Ascomyceten und Uredineen mit dem der *A. diploidea*, so scheint eine x-Generation hier gar nicht vorzuliegen, da wir immer nur Formen mit zwei Kernen finden. Und

[1]) Die Bezeichnung Syncaryon, die von Botanikern neuerdings für die nebeneinander gelagerten unverschmolzenen Kerne angewendet wird, ist besser zu vermeiden, da hierunter bei den Protozoen allgemein erst der durch Verschmelzung entstandene einheitliche Kern verstanden wird.



doch haben wir auch hier eine, wenn auch sehr verkürzte x-Generation in dem Stadium nach der Reduktion bis zum Aneinanderlegen der beiden reduzierten Kerne.

Der Fall, daß eine ausgesprochene x-Generation nicht vorhanden ist, vielmehr die 2x-Generation sich durch die ganze vegetative Keimbahn erstreckt, ist bei den tierischen Organismen der übliche.

Die aus den Cysten schlüpfenden Individuen der *A. diploidea* enthalten zwei Kerne (also doppelte Chromosomenzahl) bis zur neuen Copulation zweier Amöben und der Verschmelzung der zwei Gametenkerne zum Syncaryon und sind mithin als 2x-Generationen zu bezeichnen. Als ursächliche Folge ergibt sich hier wie dort nach der Verschmelzung eine Reduktion, die bei den Ascomyceten bei der Bildung der Ascusspore und bei den Uredineen erst bei der Bildung der Basidiosporen mit Kernen von einfacher Chromosomenzahl stattfindet, während sie bei der *A. diploidea* sofort eintritt, aber nun keine ausgeprägte x-Generation zeitigt, sondern durch Aneinanderlegen der beiden reduzierten Kerne gleich wieder zur 2x-Generation überleitet, weil hier die neue Befruchtung schon eingeleitet ist.

Der Bedeutung der hier geschilderten Autonomie der Gametenkerne für das zeitliche Verhalten der Reduktion zur Verschmelzung der Gametenkerne ist schon in der oben zitierten Arbeit von HARTMANN und mir gedacht worden.

h) Kurze Charakterisierung der einzelnen Amöbenarten.

A. froschi: Bewegung limax-ähnlich. Größe 8–12 μ. Kern ein Caryosom mit Kernsaftzone ohne Kernmembran. Kernteilung mitotisch mit Centriolenteilung. Autogamie.

A. spinifera: Vorkommen von feineren Spitzen an den Pseudopodien. Größe 10–15 μ. Cysten mit kleinen Erhebungen an der Außenmembran. Kern und Kernteilung wie bei *A. froschi.*

A. lacertae: Plasma äußerst grobvakuolig. Größe 10–12 μ. Kernteilung mit Centralspindel, die erhalten bleibt.

A. lacustris: Mehr gedrungene Körperform. Bewegung leichtflüssig. Größe 8—15 μ. Kernteilung mit kolbig verdickter Äquatorialplatte.

A. horticola: Größere Pseudopodienbildung. Größe 15—25 μ. Kern mit feiner Kernmembran. Spuren von Außenchromatin. Kernteilung mit deutlichen Chromosomen (6) und Spindelfasern.

A. albida: Sehr hyalin. Langsame Bewegung. Größe 20—40 μ. Kern mit deutlicher Membran. Caryosom und sehr viel Außenchromatin. Kernteilung als Promitose ohne Sichtbarwerden der Centriolenteilung. Autogamie in den Cysten mit somatischem Kern und tetraden-ähnlichem Geschlechtskern.

A. diploidea: Typische Erdamöbe mit Pellicula. Größe 15—30 μ. Kern in Zweizahl mit gut ausgebildetem Caryosom und Außenchromatin. Kernteilung als Promitose. Copulationscyste.

V. Theoretisches.

a) Centrosomfrage und Doppelkernigkeit.

Als ein Hauptergebnis, das sich aus den obigen Untersuchungen ergeben hat, ist das Vorkommen von Centriolen bei der Kernteilung aller untersuchten Amöben und deren Bedeutung für die Kernteilung anzusehen. Es ergibt sich daraus, daß hier eine Homologie vorliegt vom Caryosom oder Nucleocentrosom der Protozoen mit den Centrosomen der Metazoenzelle. Und zwar entspricht das Centroplasma + dem Centriol dem Caryosom, in dem ja auch ein Centriol enthalten ist. Für diese Deutung sprechen auch die cyklischen Vorgänge, die sich bei beiden abspielen (vgl. Hartmann und v. Prowazek 1907).

Das Centrosom der Metazoen gehört seiner Natur nach, wie schon O. Hertwig und Brauer behauptet haben, zu den Bestandteilen des Nucleus. Es ist kein besonderer Zellbestandteil außerhalb des Kernes oder Protoplasmas oder gar ein spezielles Derivat des letzteren, vielmehr in erster Linie eine physiologische Differenzierung des Kernes, der wahrscheinlich eine morphologische Verschiedenheit zugrunde liegt. Es besteht nach der Nomenklatur Boveris (1901) aus der Sphäre, dem eigentlichen Centrosom und dem Centralkorn oder Centriol. Der Teilungsvorgang des Centrosoms, der seinerseits die Teilung des Nucleus im Gefolge hat, wird eingeleitet durch die Teilung des Centriols. Die hierbei auftretenden Teilungsbilder z. B. am Ei von *Diaulula* nach Mac Farland und Boveri erinnern an die Kernteilungsbilder meiner kleinen Amöbenformen, so daß der Gedanke an eine Identifizierung der Metazoencentrosome mit den Caryosomen sehr nahe liegt. Anlaßgebend sind

hierbei einmal die cyklischen Vorgänge, die sich bei beiden Gebilden abspielen, und ferner die Teilungsfähigkeit und Polarität der Centriole. Gehen wir bei obigem Vergleich zunächst aus von den cyklischen Veränderungen, so lehren uns vor allem die Untersuchung von BOVERI (1901) und von VEJDOVSKY und MRÁZEK (1903) am *Rhynchelmis*-Ei, daß diese Veränderungen in einem periodischen Auf- und Abbau des Centrosoms bestehen, wobei aber das Centriol unberührt bleibt. Diese cyklischen Vorgänge sind auch bei Protozoen von R. HERTWIG (1898) an *Actinosphaerium*, von SIEDLECKI (1905) bei *Caryotropha* und von HARTMANN (1908) bei *Entamoeba tetragena* beschrieben worden. Ein Fall, in dem Centriolen deutlich hervortreten, ist neuerdings noch von KEYSSELITZ (1908) beschrieben worden an *Oxyrrhis marina* (1908). In ähnlicher Weise spielen sich nun die cyklischen Vorgänge auch bei meinen Amöben ab am Caryosom. Das Centriol liegt verbacken mit der Chromatinmasse in der Mitte und erst bei Beginn einer Kernteilung tritt es als scharf umrandetes Korn hervor, während das Chromatin sich am Rande verdichtet. Gelegentlich kommen intranucleäre Centriolen auch bei Metazoen vor, so z. B. bei *Ascaris* nach BRAUER, ein Fall, der durch MARCUS und MAYER seine Bestätigung gefunden hat. Hier wie dort bleibt das Centriol unberührt von diesen Vorgängen.

In einem bestimmten Stadium setzt die Teilung der Centriolen ein, wobei entweder eine Centralspindel oder eine hantelförmige Durchschnürung der Centrosome resp. Caryosome auftritt. Eine typische Centralspindel ist vorhanden z. B. bei *Diaulula*, bei den kleineren Amöben in verschiedenen Stadien mit früherer oder späterer Auflösung, ja bei *A. lacertae* im Leben ganz deutlich. Wenn die chromatische Substanz mit dem Centriol verbacken ist, so treten Figuren auf, wie sie uns bei anderen Metazoencentrosomen z. B. vom Seeigel-Ei, sowie bei Protozoencaryosomen, bei *A. crystalligera* und *A. diploidea* vorliegen, wahrscheinlich auch bei allen als scheinbare Amitose beschriebenen Fällen, wie bei *A. albida* und *A. polypodia* nach F. E. SCHULZE.

Auf diese scheinbaren Amitosefälle müssen wir etwas näher eingehen. Zunächst sei hier der von dem um das Studium der Rhizopoden so verdienten Forscher wie F. E. SCHULZE an *A. polypodia* beobachteten Kernteilung gedacht, die scheinbar amitotisch verläuft und deshalb nicht mit den von mir beobachteten Kernteilungen übereinstimmt, obwohl wir es bei *A. polypodia* mit einer zweifelsohne nahe verwandten Form zu tun haben. Diese Be-

obachtung fand an einer lebenden Amöbe statt. Da die Kernteilung nach der Angabe des Autors nur $1^1/_2$ Minuten währte, so ist es sehr wohl möglich, daß das eigentliche Phänomen der Durchschnürung des im Innern vorhandenen Centriols nicht bemerkt werden konnte, da es eben mit der Chromatinsubstanz des Kernes verbacken ist. Die Teilung verläuft sehr schnell und die dabei sich abspielenden Vorgänge gehen rasch ineinander über. Möglich ist es auch, daß uns das Centriol und seine Teilung bei fixiertem Material entgegentreten können. Nach späteren Beobachtungen von Frenzel (1891) an *Amoeba polypodia*, denen leider keine Figuren oder überhaupt eine deutliche und klare Beschreibung zugrunde liegen, scheint es aber so zu sein, daß das Centriol so verbacken ist im Caryosom, daß es eben nicht erkennbar ist.

Auch Caullery (1906) hat bei einer in den Eiern von *Peltogaster curvatus* parasitisch lebenden Form, der *A. paedophthora*, eine Kernteilung beschrieben, die er als „direkte“ bezeichnet. Doch seine Abbildungen erinnern durchaus an die frühesten Stadien von *A. froschi* mit den Polplatten und mit deutlicher Centralspindel. Das Ende der Teilung scheint er gar nicht beobachtet zu haben, vielmehr stimmt sein letztes abgebildetes Stadium mit dem in Fig. 28 bei *A. froschi* abgebildeten überein, stellt also erst das Ende der Centriolenteilung vor, so daß sehr wohl noch eine Äquatorialplatte sich ausbilden kann, was er aber nicht beobachtet hat, ebensowenig wie eine Durchschnürung des Kernes.

Oft sind auch Centrosome und deren Teilung beschrieben, aber nicht als solche erkannt worden. So enthält z. B. das Stadium, das Doflein (1907) in Figg. 46 u. 47 abbildet, wie er sich ausdrückt „ein bis zwei stark färbbare größere Klumpen“. Nun gerade diese Klumpen möchte ich für Centriole resp. Centrosome deuten. In Fig. 47 ist ganz deutlich eine Teilung dieses „Klumpens“ zu sehen und in Fig. 46 ist er bereits geteilt. Eine Polplatte tritt hier nicht auf. Betreffs des Stadiums in Fig. 50 sagt er: „Die Pole der Spindel waren scharf zugespitzt und zeigten keine Spur von Strahlung oder Centrosomen.“ Eine Strahlung ist ja auch gar nicht nötig und gerade die über den Chromosomenring hinausgehende Zuspitzung der Spindel will mir als Kennzeichnung einer Centrosomanlage erscheinen. In Fig. 4 ist sogar die Andeutung einer Strahlung vorhanden. Aus Doflein's Arbeit geht also hervor, daß er zwar centrosomale Bildungen vor sich hatte, sie aber nicht erkannt hat, resp. wegen ihrer „allzu morphologischen Fassung“ ablehnt.

Wahrscheinlich handelt es sich bei den Centriolen und Centro-

somen um ein allgemeines Vorkommen und ich verweise hier noch auf parallele Befunde bei niederen Flagellaten, wo Herr Berliner gleichfalls eine Centriolenteilung hat konstatieren können, und bei den Trypanosomen (Rosenbusch 1908).

Ich komme nun auf den mit der Centrosomenfrage eng zusammenhängenden Kerndualismus zu sprechen, wie er zunächst von Schaudinn (1905) ausgesprochen worden ist, dann von Hartmann und Prowazek (1907) weiter ausgebaut wurde.

Dieser Kerndualismus äußert sich in der Unterscheidung eines mehr lokomotorischen Kernapparates (Caryosom, Centrosom und Blepharoplast) und eines mehr trophischen Kernes, der das Material zu der Chromosombildung abgibt.

Zweifellos zweikernig sind die Binucleaten,[1]) ferner *Plasmodiophora*, *Paramoeba* und die Heliozoen. Die Begründung dieser Auffassung sowie weitere Beispiele finden sich in der erwähnten Arbeit von Hartmann und Prowazek.

Bei den meisten von mir untersuchten Amöben tritt dieser Kerndualismus nur bei der Teilung des Kernes in Erscheinung. Bei den primitiven *Limax*-Formen ist eben diese Doppelkernigkeit noch nicht so scharf, während z. B. bei der *A. diploidea* die Andeutung eines dauernden Getrenntseins der beiden Kernkomponenten vorliegt, indem, wie in Fig. 111 ersichtlich, die Centriolen mit der Caryosommasse die Polplatten abgeben, während das Außenchromatin zur Bildung der Äquatorialplatte herangezogen wird, genau so wie bei *Euglena* (Keuten (1895), Blochmann), bei *Entamoeba buccalis* (Prowazek) und bei *Entamoeba tetragena* (Hartmann 1908).

Bei dieser Gelegenheit sei noch eines anderen Kerndualismus Erwähnung getan, nämlich des Dualismus des vegetativen und generativen Chromatins, wie er uns besonders klar entgegentritt bei dem Macro- und Micronucleus der Infusorien. Bei den Trypanosomen liegen die Verhältnisse wesentlich anders, indem hier nicht etwa, wie Goldschmidt (1904) es ausgesprochen hat, der Blepharoplast zu identifizieren sei mit dem Großkern oder Macronucleus und also nur vegetatives Material enthielte, sondern dieser zweite Dualismus, der von jenem ersten sehr wohl zu unterscheiden ist, kommt insofern nicht in Betracht, indem Hauptkern und Blepharoplast der Trypanosomen gleichzeitig vegetatives und generatives Chromatin enthalten (Schaudinn 1903).

---

[1]) Die Ordnung der Binucleata, zu den Mastigophoren gehörig, ist von Hartmann (1907 b) aufgestellt worden und umfaßt alle Blutparasiten, auch die, die früher als Hämosporidien bezeichnet wurden.



Auch auf die Chromidialbildungen findet dieser Dualismus in vegetatives und generatives Chromatin seine Anwendung. Die bei der Copulation der *Amoeba diploidea* auftretenden Chromidien sind zweifelsohne vegetativer Natur, da sie an Geschlechtsvorgängen keinen Anteil haben; wohl aber ist dies der Fall mit den Caryosomen, die bei der Befruchtung verschmelzen. Da nun die Nucleocentrosomen zu identifizieren sind als lokomotorischer Kernapparat mit den Blepharoplasten, so läßt sich mithin GOLDSCHMIDT's und POPOFF's (1907) Auffassung von einer vegetativen Natur der Blepharoplasten und Caryosome nicht halten.

Überhaupt läßt sich, wie auch RICHARD HERTWIG (1907) neuerdings betont hat, ein durchgreifender Unterschied zwischen vegetativem und generativem Chromatin wohl kaum durchführen, vielmehr liegt hier eher ein „gradueller" Unterschied vor, der in der physiologischen Funktion seinen Grund hat. Das Chromatin, was über das Maß dessen hinaus gebildet worden ist, was zur Geschlechtsfunktion nötig ist, geht eben beim Sexualakt zugrunde, wie es z. B. deutlich erkennbar ist bei der Copulation der *A. diploidea* und bei der Autogamie der *A. albida*, wo sich, wie wir gesehen haben, vom Sexualkern ein größerer vegetativer Kern losschnürt, der alsbald resorbiert wird.

Die Entwicklung des Kerndualismus in lokomotorischen und trophischen Kernanteil, auf die ich jetzt eingehen möchte, liegt uns in mehreren phylogenetischen Reihen vor.

Zunächst einmal sehen wir dies besonders deutlich bei den Amöben. Die primitivsten Formen der *Limax*-Gruppe enthalten das ineinandergeschachtelte Amphicaryon, das im Ruhezustande irgendwelche morphologischen Unterschiede in die beiden Kernkomponenten nicht erkennen läßt. Es ist ein reiner Caryosomkern. Außenchromatin ist noch nicht vorhanden. Desgleichen fehlt noch eine Kernmembran. Erst in der Kernteilung tritt dieser Dualismus zutage, indem der lokomotorische Kernanteil in den Polkappen + Centriol, der andere in der Äquatorialplatte zutage tritt. Bei anderen Formen finden wir Spuren von sogenanntem Außenchromatin als Innenbelag an der Wand der Kernsaftzone, so z. B. bei der *A. horticola* und *A. albida*, so daß hier also schon im Ruhekern die Zweiteiligkeit vorliegt. Auch Chromosomen können sich schon scharf herausdifferenzieren. Weiterhin tritt dann das Außenchromatin immer deutlicher und ausgeprägter hervor, wie bei der *A. diploidea*, wo wir in Fig. 111 den Kerndualismus ganz deutlich erkennen. Bei den am höchsten stehenden Amöben-

formen z. B. *A. proteus* und *A. vespertilio* ist die Differenzierung noch weiter gegangen. Der Außenkern ist überwiegend ausgebildet, und die Centriole treten deutlich hervor, sie sind öfter mit einer Strahlung verbunden.

Einen ausgeprägten Dualismus der Kernsubstanzen finden wir auch beispielsweise bei *Plasmodiophora* und *Euglena*. Der lokomotorische Apparat differenziert sich oft zu besonderen Kernen, die durch Abschnürung sich vom Hauptkern lösen und als Centriole oder Centrosome fungieren, so bei *Myxobolus pfeifferi* (KEYSSELITZ 1908) und bei *Actinosphaerium*.

Weitere Beiträge zu dieser Phylogonie des Kerndualismus werden die später zur Veröffentlichung gelangenden Untersuchungen Herrn BERLINER's an einer Anzahl primitiver Flagellaten und Herrn Dr. ROSENBUSCH's an Trypanosomen liefern.

b) Amitose und Mitose.

Die im speziellen Teil beschriebenen Kernteilungen bieten in vielen Stadien das Bild einer Amitose, doch lehrte die genaue Verfolgung, daß dazwischen echte mitotische Stadien vorkommen. Das veranlaßt mich, bei dieser Gelegenheit auch auf die Fragen zu sprechen zu kommen bezüglich einer Scheidung der Kernteilung in Amitose und Mitose und ihres beiderseitigen Vorkommens.

Nach der von FLEMMING (1882) gegebenen Definition versteht man unter Amitose eine Durchschnürung des Kernes ohne Auftreten von Chromosomen und einer Spindel, während bei der Mitose diese stets mehr oder weniger deutlich vorhanden sind.

Diese Definition der Amitose und Mitose verlangt nun eine Modifikation, wie ich nachher ausführen werde.

Formen echter Amitose sind im ganzen Tier- und Pflanzenreich verbreitet, wenn auch mit Einschränkung ihres Vorkommens als Ausnahmeerscheinung gegenüber der gewöhnlichen und häufigeren Mitose, während früher die Meinung verbreitet war, daß die Amitose allgemein sei. Obwohl nun in letzter Zeit bei unseren verfeinerten Untersuchungsmethoden durch die Auffindung und Klarstellung der verschiedensten Teilungsbilder des Kernes als Mitosen die Ansicht laut werden konnte, es gäbe keine echte Amitose, so unterliegt es doch keinem Zweifel, daß diese vorkommt. Ich nenne nur einige Fälle z. B. bei den L e u c o c y t e n, bei den S y n c y t i e n, bei der Auflösung der R i e s e n k e r n e im Dottersackentoblasten von Fischeiern und im Knochenmark, bei der Spermatogenese von Lepidopteren,

wo die Kerne der Samenmutterzellen sich von einem einzigen großen Kern herleiten sollen, bei den Kernteilungen in den Darmdrüsen von Crustaceen und bei den Kernen in senilen Internodialzellen von *Tradescantia.*

Andererseits ist die mitotische Kernteilung die häufigere und auch regelmäßig wiederkehrende, in den Keimbahnen ausschließlich vorkommende Form der Kernteilung und man hat daher die Amitose für eine Degenerationserscheinung oder für eine Folgeerscheinung von zeitlich verschobenen und gestörten Mitosen angesehen (Rückert, Ziegler 1891, van der Stricht 1906). Waldeyer dagegen betrachtet die Amitose als eine ursprüngliche Form der Kernteilung; nach Loewit (1891) soll neben der degenerativen auch eine regenerative Amitose vorkommen, ja nach Verson und Frenzel (1891) sollen sich amitotisch entstandene Kerne später mitotisch teilen können.

Wie liegen nun die Verhältnisse bei den Protozoen?

Wir begegnen zunächst bei den Amöben neben ganz ausgesprochenen Mitosen [z. B. bei *A. binucleata* (Schaudinn 1895), *A. proteus* (Awerinzeff 1902), *A. limax* (Vahlkampf 1904), *A. vespertilio* (Doflein 1907), *Entamoeba buccalis* (Prowazek 1905), *A. froschi* und den übrigen ähnlichen Formen, sowie bei *A. horticola*] auch Kernteilungsbildern, die man weder als Mitose, noch auch als Amitose anzusprechen geneigt ist. Ich nenne als Beispiele die Kernteilungen von *A. polypodia* (F. E. Schulze 1875), *A. crystalligera* (Schaudinn 1899), *A. diploidea* und *A. albida.*

Deutliche Chromosomen und eine Spindel sind nicht zu erkennen, wohl aber tritt hier das Caryosom als Nucleocentrosom auf, oft sogar Äquatorialplatten und Tochterplatten, und es scheint diese Art Kernteilung eine Brücke zu bilden zwischen Mitose und Amitose. Der Fall einer extremen Amitose, wie wir sie bei den oben erwähnten Metazoenzellen kennen, ist dagegen nicht bekannt bei der Zweiteilung niederer Protozoen[1]; die Regelmäßigkeit der vorangehenden Teilung des Centriols im Innern des Caryosoms und die ziemlich gleichmäßige Verteilung der ganzen Chromatinmasse bilden eher eine Annäherung zur Mitose als zur Amitose. Es empfiehlt sich daher, die Amitose weniger mit Flemming durch das Fehlen

[1] Die Fälle von multipler Kernteilung (Zerfallteilung) bei Protozoen (Coccidien, Radiolarien, Foraminiferen) sind hier nicht mit berücksichtigt. Wie dieselben von der gewöhnlichen Zweiteilung ableitbar sind, werde ich demnächst selbst auf Grund von Untersuchungen von Herrn Jollo's an Coccidien und mir an Radiolarien und Hämosporidien näher ausführen. Hartmann.



der Chromosomen und einer Spindel zu charakterisieren als vielmehr durch die **unregelmäßige** Durchschnürung des Kernes (Fragmentierung).

Ziehen wir nun ferner in den Kreis unserer Betrachtungen auch die Kernteilungen bei den übrigen Protozoen hinein, so finden wir teils ausgesprochene Mitosen, wie bei *Acanthocystis* (Schaudinn 1896) und *Actinosphaerium* (R. Hertwig 1898), teils Teilungen eines Nucleocentrosomas wie bei *Euglena* (Keuten 1895), bei *Entosiphon* (Prowazek 1903) und bei *Coccidien*, doch niemals eine amitotische Zweiteilung des Kernes.

Eine strenge Unterscheidung ist allerdings nicht möglich, und wir müssen daher, um keine Verwirrung in die Begriffe einreißen zu lassen, den Begriff der Amitose, in der Form wie sie uns bei ihrer ausgesprochenen Erscheinungsweise heute bekannt ist, enger fassen und sie als eine Kernteilung ansprechen, die neben der gewöhnlichen und häufigeren Mitose vorkommt, einmal als Degenerationserscheinung, ferner als physiologisch beschleunigte Kernteilung, wie sie beim Zerfall eines Riesenkerns in viele kleine Kerne auftritt.

Für die sogenannte Amitose der Protozoen führt man daher am besten eine neue Bezeichnung ein und definiert sie als eine Kernteilung, die weder ausgesprochene Mitose, noch Amitose ist und sich charakterisiert durch die Teilung eines Nucleocentrosoms, des Caryosoms. Ich schlage deshalb für diese Teilungsform den Namen Promitose vor.

Wahrscheinlich steht die Amitose in dem hier festgelegten engeren Sinne in keinem Zusammenhange mit der regulären Zweiteilung des Zellkernes, bei der die Erbeinheiten auf die Tochterindividuen gleichmäßig verteilt werden durch die kontrollierbare Halbierung der Chromosomen, und wir kennen keinen Fall, wo sie ausschließlich als Teilungsmodus mit der Zellfortpflanzung zusammenhängt. Ja die Frage, ob die direkte Kernteilung bei den Metazoen überhaupt von einer Zellteilung begleitet sein kann, ist von Ziegler (1891) sogar verneint worden, worin ihm aber von Frenzel (1891) widersprochen wird, der als Beispiel die Teilung in jugendlichen Basalzellen im Mitteldarmepithel von Decapoden anführt. Immerhin handelt es sich hier nicht um Keimbahnzellen.

Bei gleichzeitigem Vorkommen neben der Mitose scheint der Umstand maßgebend zu sein, daß durch die Amitose die Teilung des Kernes oft schneller erreicht wird als durch die komplizierte Mitose und sie weiterhin auch als Aushilfsmittel zu betrachten ist, um physiologisch anormale Zellen am Leben zu erhalten.

Den Versuch, einen Übergang zwischen Mitose und Amitose zu finden, wie es auf experimentellem Wege z. B. durch Äthereinwirkung bei *Spirogyra* von NATHANSON (1900) versucht ist, wo durch künstliche Eingriffe die Mitosen zeitweise durch Amitosen ersetzt werden sollten, müssen wir als nicht gelungen ablehnen, da sich die Kernteilungsbilder sehr wohl auf das Schema einer Nucleocentrosomteilung zurückführen lassen, mithin echte Amitose gar nicht vorliegt. Von einer Vertretbarkeit der beiden Kernteilungsmodi im Sinne der normalen Fortpflanzungsteilung der Zelle ist abzusehen, während immerhin die Möglichkeit einer physiologischen Vertretbarkeit der beiden Modi als Aushilfsmittel zugegeben werden kann, wie dies auch PFEFFER tut. Doch ein sicherer Beweis scheint mir auch hier noch nicht vorzuliegen.

Was endlich die Phylogonie der Kernteilung anbetrifft, so ist es sicher, daß die Kernteilung eine Entwicklung durchmacht, wie uns dies in den verschiedenen Modifikationen in der Klasse der Protozoen entgegentritt. Doch ob sich die Mitose durch die Promitose hindurch aus der Amitose entwickelt hat, darüber können wir noch kein abschließendes Urteil fällen, zumal der Schritt von der Promitose mit der sehr regelmäßigen Centriolenteilung zu der unregelmäßigen Amitose sehr groß ist.

Nach den uns zur Jetztzeit bekannten Fällen der Amitose ist sie nicht als regulär im Sinne der Zellfortpflanzung anzusehen, und wir kennen kein Beispiel bei den niedersten Lebewesen, wo sie ausschließlich vorkäme, vielmehr lassen sich alle dafür angesehenen Fälle auf das schon komplizierte Schema der Teilung des Nucleocentrosoms zurückführen, wo uns eine Doppelkernigkeit entgegentritt, während bei der Amitose davon nichts bekannt ist.

Die oben erwähnten Formen der Kernteilung bei *A. crystalligera* usw. geben uns immerhin einen Weg, auf dem sich die Ausbildung der Mitose vollzogen hat. Über das Auftreten der Chromosome und ihrer Differenzierung zu individuellen Erbeinheiten sind wir noch völlig im Dunkeln und müssen uns vorderhand mit der Konstatierung dieser so merkwürdigen Tatsachen begnügen.

Literaturverzeichnis.

AWERINZEW, S. (1904): Teilung bei Amoeba proteus. Zool. Anz. Vol. XXVII.
— (1906): Die Süßwasserrhizopoden. Travaux d. l. Soc. d. Natural d. St. Petersburg T. 36.
BLACKMAN, V. H. (1898): On the cytological features of fertilization and related phenomena on Pinus sylvestris. Phil. Trans. Roy. Soc. London Vol. 190.
— (1904): On the Fertilization, Alternations of Generations and general Cytology of the Uredineae. Annals of Botany Bd. XVIII.
BLACKMAN and FRASER (1906): Further Studies on the Sexuality of the Uredineae. Annals of Botany Bd. XX.
BLOCHMANN (1894): Über die Kernteilung bei Euglena. Biol. Centralbl. Bd. XIV.
BOTT, R. (1907): Über die Fortpflanzung von Pelomyxa palustris. Arch. f. Protistenk. Bd. VIII.
BOVERI, TH. (1901): Zellen-Studien. Heft 4. Über die Natur der Centrosomen. Jena.
— (1904): Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkernes. Jena.
BRAUER, A. (1893): Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 42.
BUCK, E. (1873): Einige Rhizopodenstudien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX.
BÜTSCHLI, O. (1880—82): Protozoen. Bronn's Kl. u. Ordn. d. Tierreichs Bd. I.
CALKINS, GARY N. (1904): Studies of the Life-history of Protozoa. IV. Death of the A-Series of Paramaecium caudatum. Concl. Journ. of Exper. Zool. Vol. I.
CARTER, H. J. (1863): Amoeba princeps and its Reproductive Cells compared with Aethalium, Pythium, Mucor and Achlya. Ann. and mag. of Nat. Hist. Vol. XII ser. 3.
CAULLERY, M. (1906): Sur un Amoebien parasite des embryons de Peltogaster curvatus. Compt. rend. des seances d. l. Soc. de Biologie LXI.
CHRISTMAN, A. H. (1905): Sexual Reproduction of the Rusts. Botanical Gazette XXXIX.
— (1907): The Nature and Developement of the primary Uredospore. Trans. of the Visconsin Acad. of Sciences, Arts and Letters Vol. XV Part. II.
CLAUSSEN, P. (1908): Zur Kenntnis der Kernverhältnisse bei Pyronema confluens. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. XXV Heft 10.
DANGEARD, P. A. (1894—95): Parasites du noyau et du protoplasma. Le Botaniste fasc. 6.
CLIFFORD, C. DOBELL (1908): The structure and Life-history of Copromonas subtilis nov. gen., nov. spec. The Quaterly Journ. of Microscopical Science Vol. 52 Part. I.
DOFLEIN, F. (1898): Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. III. Myxosporidien. Zool. Jahrb., Abt. f. Morph. Bd. XI.
— (1900): Morphologie und Physiologie der Kernteilung. Zool. Jahrb., Abt. f. Morph. Bd. XIV.
— (1901): Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger.
— (1907): Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. V. Amöbenstudien. Arch. f. Protistenk. Suppl. I.
DUJARDIN, M. F. (1841): Histoire naturelle des zoophytes. Infusoires.
ELPATIEWSKY, W. (1907): Zur Fortpflanzung von Arcella vulgaris. Arch. f. Protistenk. Bd. X.



Enriques, P. (1907): La coniugazione e il differenziamento sessuale negli Infusori. Arch. f. Protistenk. Bd. IX.

Fairschild, D. G. (1897): Über Kernteilung und Befruchtung bei Basidiobolus ranarum. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXX.

Fick, F. (1907): Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastard-Regeln. Erg. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. XVI.

Flemming (1882): Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung. Leipzig.

Frenzel, J. (1891): Zur Bedeutung der amitotischen Kernteilung. Biol. Centralbl. Bd. XI.

Frosch, P. (1897): Zur Frage der Reinzüchtung der Amöben. Centralbl. f. Bakt. u. Parasit. Bd. XXI.

Goldschmidt, R. (1904): Die Chromidien der Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. V.

Goldschmidt, R. (1907): Zur Lebensgeschichte der Mastigamöben Mastigella vitrea n. sp. und Mastigina setosa n. sp. Arch. für Protistenk. Suppl. I.

Goldschmidt, R. u. Popoff, M. (1907): Die Karyokinese der Protozoen und der Chromidialapparat der Protozoen- und Metazoenzelle. Arch. f. Protistenk. Bd. VIII.

Greeff, R. (1866): Über in der Erde lebende Amöben und andere Rhizopoden. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. II.

Gruber, A. (1883): Über Kernteilungsvorgänge bei einigen Protozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVIII.

— (1884): Studien über Amöben. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLI.

— (1894): Amöben-Studien. Ber. d. naturf. Ges. zu Freiburg Bd. VIII.

Gurwitsch, A. (1904): Morphologie und Biologie der Zelle. Jena.

Häcker, V. (1902): Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Jena.

— (1907): Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Erg. u. Fortschr. d. Zool. Bd. I Heft 1.

Hartmann, M. (1904): Die Fortpflanzungsweisen der Organismen usw., zugleich vorläufige Mitteilung über die Dicyemiden. Biol. Centralbl. 1904.

— (1907a): Untersuchungen über den Generationswechsel der Dicyemiden. Mém. Ac. Sci. Brüssel.

— (1907b): Das System der Protozoen, zugleich vorläufige Mitteilung über Proteosoma. Arch. f. Protistenk. Bd. X.

— (1908): Eine neue Dysenterieamöbe. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 12 Beiheft 5.

Hartmann, M. u. Kisskalt (1907): Praktikum der Bact. und Protozoologie. Jena.

Hartmann, M. u. Prowazek, S. v. (1907): Blepharoplast, Caryosom und Centrosom. Arch. f. Protistenk. Bd. X.

Hartmann, M. u. Nägler, K. (1908): Copulation bei Amoeba diploidea mit Selbständigbleiben der Gametenkerne während des ganzen Lebenscyclus. Sitz.-Ber. d. Ges. d. naturf. Freunde Berlin.

Hertwig, R. u. Lesser, E. (1874): Über Rhizopoden und nahestehende Organismen. Arch. f. mikrosk. Anat. Suppl. X.

Hertwig, R. (1889): Über die Conjugation der Infusorien. Abh. d. königl. bayer. Akad. Wiss. München.

— (1898): Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni. Abh. d. königl. bayer. Akad. Wiss. Bd. 19.

Hertwig, O. (1906): Allgemeine Biologie. Jena.
Keuten, J. (1895): Die Kernteilung bei Euglena viridis. Inaug.-Diss.
Keysselitz, G. (1908a): Die Entwicklung von Myxobolus pfeifferi. Arch. f. Protistenk. Bd. XI.
— (1908b): Studien über Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. XI.
Lang, A. (1901): Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Protozoa.
Lesage (1905): Culture de l'amibe de la dysenterie etc. Ann. Inst. Pasteur Bd. 18, 19.
Loewenthal, W. (1903): Beiträge zur Kenntnis des Basidiobolus lacertae. Arch. f. Protistenk. Bd. II.
Loewit, M. (1891): Über amitotische Kernteilung. Biol. Centralbl. Bd. XI.
Lotsy, J. P. (1905): Die x-Generation und die 2x-Generation. Eine Arbeitshypothese. Biol. Centralbl. Vol. 25.
Maupas, E. (1889): Le rajeunissement karyogamique chez les ciliés. Arch. Zool. expér. T. 7.
Mereschkowsky, C. v. (1879): Studien über die Protozoen des nördlichen Rußlands. Arch. f. mikrosk. Anat Bd. XV.
Montgomery (1906): Chromosomes in the spermatogenesis of the Hemiptera Heteroptera. Trans. Amer. phil. Soc. (N. S.) Vol. 21.
Musgrave and Clegg (1904): Amoebas, their Cultivation and Etiologie Signifiance. Dep. of the Interior, Bureau of Gov. Lab., Biol. Lab. Manila No. 18.
Nathanson (1900): Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilungen. Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 35.
Nereshheimer, E. (1905): Vegetative Kernveränderungen bei Amoeba dofleini. Arch. f. Protistenk. Bd. VI.
Pénard, E. (1899): Sur les mouvements autonomes des Pseudopodes. Arch. des Sciences Phys. et Nat. T. VII.
— (1902): Faune Rhizopodique du Bassin de Leman. Genève.
— (1905a): Les Amibes et le genre Amoeba. Revue Suisse de Zool. T. 13.
— (1905b): Observations sur les Amibes à pellicule. Arch. f. Protistenk. Bd. VI.
Prandtl, H. (1906): Die Conjugation von Didinium nasutum. Arch. f. Protistenk. Bd. VII.
— (1907): Physiologische Degeneration der Amoeba proteus. Arch. f. Protistenk. Bd. VIII.
— (1907): Entwicklungskreis von Allogromia. Arch. f. Protistenk. Bd. IX.
Prowazek, S. v. (1904a): Kernteilung von Entosiphon. Arch. f. Protistenk. Bd. II.
— (1904b): Die Entwicklung von Herpetomonas. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Vol. XX.
— (1905a): Entamoeba buccalis. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt.
— (1905b): Über den Erreger der Kohlhernie Plasmodiophora brassicae. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 22.
— (1907): Die Sexualität bei den Protisten. Arch. f. Protistenk. Bd. IX.
Rauber-Kopsch (1907): Lehrbuch der Anatomie. Abt. I. Allgemeiner Teil.
Rhumbler, L. (1898): Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. VII.
Robertson, M. (1905): Pseudospora volvocis. Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. 49.
Rosenbusch (1908): Kernteilung bei Trypanosomen. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 12 Beiheft 5.
Schaudinn, Fr. (1894): Über Kernteilung mit nachfolgender Körperteilung bei Amoeba crystalligera. Sitz.-Ber. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin.

SCHAUDINN, FR. (1895): Über die Teilung von Amoeba binucleata. Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin Nr. 6.

— (1896): Über den Zeugungskreis von Paramoeba eilhardi nov. gen., nov. spec. Sitz.-Ber. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin.

— (1903): Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt XIX, 3.

— (1904): Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma u. Spirochaete. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 30.

— (1905): Neuere Forschungen über die Befruchtung bei Protozoen. Verh. deutsch. Zool. Ges. 1905.

SCHEEL (1899): Beiträge zur Fortpflanzung der Amöben. Festschr. zum 70. Geburtstag von E. v. KUPFFER.

SCHUBOTZ, H. (1905): Beiträge zur Kenntnis der Amoeba blattae und Amoeba proteus. Arch. f. Protistenk. Bd. VI.

SCHULZE, F. E. (1875): Rhizopodenstudien. V. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI.

SIEDLECKI (1905): Über die Bedeutung des Caryosoms. Bull. Ac. Sc. Krakau.

STEIN, FR. (1857): Über die aus eigener Untersuchung bekannt gewordenen Süßwasserrhizopoden. Sitz.-Ber. d. kgl. böhm. Akad. d. Wiss. Bd. X.

STRASSBURGER, E. (1905): Typische und allotypische Kernteilung. Jahrb. wiss. Botanik Bd. 42.

VAN DER STRICHT (1906): Les mitoses de maturation de l'œuf de chauve-souris. Mém. Assoc. anat. (Nancy).

SUTTON, W. S. (1903): The chromosomes in heredity. Biol. Bull. Vol. IV.

TSUJITANI, J.: Über die Reinkultur der Amöben. Centralbl. f. Bakt. u. Parasit. Bd. XXIV.

VAHLKAMPF, E. (1904): Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von Amoeba limax einschließlich der Züchtung auf künstlichen Nährböden. Arch. f. Protistenk. Bd. V.

VEJDOVSKY, F. u. MRÁZEK, A. (1903): Umbildung des Cytoplasmas während der Befruchtung und Zellteilung. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. Bd. 62.

VERSON, E. (1891): Zur Beurteilung der amitotischen Kernteilung. Biol. Centralbl. Bd. XI.

VERWORN, M. (1889) Psycho-physiologische Protistenstudien.

VIERECK, H. (1907): Studien über die in den Tropen erworbene Dysenterie. Beihefte z. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. XI.

WALKER (1908): The parasitic Amoebae of the intestinal tract of man and other animals. Journ. Moc. Res. Vol. XVII.

WALLICH, G. C. (1863): Further observations in the distinctive characters and reproductive phenomena of the amoeban Rhizopods. Ann. and mag. of Nat. Hist. Vol XII.

WENYON, C. M. (1907): Observations on the Protozoa in the Intestine of Mice. Arch. f. Protistenk. Suppl. I.

WINKLER, H. (1901): Über Merogonie und Befruchtung. Jahrb. wiss. Bot. Bd. 36.

ZAUBITZER, H. (1901): Studien über eine dem Strohinfus entnommene Amöbe. Inaug.-Diss. Marburg.

ZIEGLER (1891): Die biologische Bedeutung der amitotischen Kernteilung im Tierreich. Biol. Centralbl. Bd. XI.

ZIEGLER, H. E. u. VOM RATH, O. (1891): Die amitotische Kernteilung bei den Arthropoden. Biol. Centralbl. Bd. XI.



Tafelerklärung.

Tafel I (Figg. 1—24).

Nach dem Leben gezeichnet. Figg. 17—19 und Fig. 21 mit Obj. Zeiss 1/12" Oc. 12. Vergr. 1800 mal. Alle übrigen Figuren mit Obj. Zeiss 1/12" Oc. 18. Vergr. 2600 mal.

Figg. 1 u. 2. Vegetative Individuen der *Amoeba froschi.*
Fig. 3. Cyste der *Amoeba froschi.*
Figg. 4—6. *Amoeba spinifera.*
Fig. 7. Cyste.
Figg. 8 u. 9. *Amoeba lacertae.*
Fig. 10. Kernteilung mit Centralspindel der *Amoeba lacertae.*
Fig. 11. Cyste.
Figg. 12 u. 13. *Amoeba lacustris.*
Fig. 14. *Amoeba horticola.*
Figg. 15 u. 16. Cysten.
Figg. 17—19. *Amoeba albida.*
Fig. 20. Geschrumpfte Cyste.
Fig. 21. *Amoeba diploidea.*
Fig. 22. Copulation.
Fig. 23. Encystierung der Copulanten.
Fig. 24. Aus der Cyste ausschlüpfendes junges Individuum.

Tafel II—VI (Figg. 28—139).

Nach konservierten und nach Heidenhain gefärbten Präparaten (Tafel II—VI). Das Plasma ist halb schematisch gezeichnet. Alle Figuren mit Oc. 18 und Tubus. Vergr. 2600 mal mit Ausnahme der Figg. 72—84, 109, 115, 118 u. 119, die mit Oc. 12 u. Tubus (Vergr. 1800 mal) gezeichnet sind.

Figg. 25—39. *Amoeba froschi.*
Figg. 25—35. Kernteilung der *Amoeba froschi.*
Figg. 36 u. 37. Anormale Kernteilungsbilder.
Fig. 38. Individuum mit 4 Kernen.
Fig. 39. Cyste mit Parasiten.
Figg. 40—44. *Amoeba spinifera.*
Figg. 40—43. Kernteilung.
Fig. 44. Autogamiestadium, Cyste mit den 2 Gametenkernen.
Figg. 45—52. *Amoeba lacertae.*
Figg. 45—51. Kernteilung.
Fig. 52. Cyste.
Figg. 53 u. 54. Autogamiestadien einer limaxähnlichen Amöbe aus der Erde.
Fig. 55. Kernteilung derselben Form nach einer Zeichnung von Dr. Hartmann.
Figg. 56—64. *Amoeba lacustris.*
Figg. 56—63. Kernteilung.
Fig. 64. Cyste.
Figg. 65—71. *Amoeba horticola.* Kernteilung mit deutlichen Chromosomen.
Figg. 72—105. *Amoeba albida.*
Figg. 72—82. Kernteilung.

Figg. 83 u. 84. Vegetative Individuen mit Parasiten. *Bt* = Bacterien, *Ps* = Parasiten.

Fig. 85. Cyste mit Parasiten.

Figg. 86—105. Autogamie der *Amoeba albida.*

Figg. 106—139. *Amoeba diploidea.*

Figg. 106—117. Kernteilung.

Fig. 107. Kern, bei Beginn der Teilung stark vergrößert.

Fig. 108. Vegetatives Individuum mit Vacuolen im Kern.

Figg. 119—120. Vegetative Individuen mit mehreren Kernen.

Fig. 122. Einkerniges Individuum.

Figg. 123 u. 124. Einkernige Individuen in Teilung.

Fig. 125. Anormale Cyste mit Rückbildung des einen Gameten.

Fig. 126. Cyste mit einem einzigen Kern, der durch Verschmelzung entstanden ist.

Fig. 127. Copulation zweier Amöben.

Figg. 128—138. Befruchtung innerhalb der Cyste mit nachfolgenden Reduktionsteilungen.

Fig. 139. Junges, aus der Cyste schlüpfendes Individuum.

Quelques observations sur l'hémophagie du *Balantidium entozoon* Ehr. en relation avec la fonction digestive du parasite.

Par

Salvatore Comes,

Assistant et Privatdocent de Zoologie et d'Anatomie comparée à l'Université de Catane (Sicile).

(Avec la Planche VII et 7 figures en texte.)

Table des matières.

Avant-Propos.

Le genre *Balantidium* a été l'objet de nombreuses recherches, principalement pour le fait que l'une de ses espèces, le *Bal. coli*, se retrouve parfois dans l'intestin de l'homme où par les uns il a été et est toujours considéré comme élément pathogène de certaines maladies, par les autres comme un simple commensal. Tandis qu'on poursuit les études sur l'argument, je suis loin d'y apporter avec



le présent travail une contribution directe. Je m'occuperai maintenant du mode de nutrition du parasite qui est aussi un phénomène très intéressant de la biologie de notre Infusoire. La nutrition, en effet, s'y accomplit par englobation et digestion successive des globules rouges du sang. Le fait n'est pas nouveau. Les ouvrages les plus récents de Zoologie médicale (20) y font allusion lorsqu'ils traitent des nombreux moyens de nutrition du parasite. Il en est de même pour les auteurs qui se sont occupés de l'argument. Solowiew (25) p. ex. a vu chez les *Balantidium coli* d'un malade d'ulcère gastrique, outre que des bactéries, des corpuscules rouges ou blancs du sang, entiers ou rompus, que le parasite paraît englober de son cytostome. La même chose arrive, d'après Bezzenberger (2), chez les nouvelles espèces de *Balantidium* rencontrées par cet auteur dans l'intestin des Anoures asiatiques, particulièrement chez le *Bal. helenae.* Un mode semblable de nutrition a lieu et enfin chez le *Bal. entozoon* Ehr. parasite dans l'intestin terminal de notre *Rana esculenta*, où, que je sache, il n'a pas encore été dépeint. Cependant dans aucun écrit sur l'argument, il n'a été, dis-je, suffisamment prouvé, ni même indiqué un point très important de la question, c'est-à-dire si les corpuscules du sang constituent le pabulum exclusif du parasite ou bien en représentent l'un des nombreux moyens de subsistance. Dans le premier cas, c'est évident, la valeur parasitologique de *Balantidium* augmente considérablement. J'ai tâché de résoudre ce point de la question chez l'espèce de *Balantidium* que je viens de désigner dans le titre de ce travail, en instituant une série d'expériences, qui constitueront la première partie de mes recherches. Dans la seconde, je m'occuperai en particulier des phénomènes intimes, observables pendant la digestion des corpuscules ingérés, chose qui n'a pas encore été faite, et j'aurai aussi occasion de relever d'une part quelques importantes propriétés du corpuscule, parmi lesquelles sa résistance à être digéré; de l'autre les moyens que le parasite emploie pendant que s'effectue une telle digestion. De cette façon nous pourrons nous expliquer les importants détails morphologiques qu'on vient de décrire tout à fait récemment dans le corps des Protistes. Un dernier chapitre sera consacré à mieux connaître la fonction et le rôle du macronucleus, autour duquel les Biologistes agitent une vive et intéressante discussion; et je souhaite d'éclaircir quelques points obscurs de la question après le juste examen des faits qui seront exposés.

Première partie.

Les corpuscules rouges du sang constituent-ils la nourriture exclusive du *Bal. entozoon*?

Mes observations se portent, comme je l'ai dit, sur le *Bal. entozoon* Ehr., parasite très commun dans l'intestin terminal de la grenouille (*Rana esculenta*). L'abondance ou nombre inférieur du parasite paraît être en relation avec la coexistence, dans la même partie de l'intestin de l'hôte, de certains vers appartenants aux classes des Nématodes et des Cestodes. Tandis que le nombre des *Balantidium* est très réduit quand prévalent les premiers (en conséquence peut-être d'une action toxique qu'ils exercent sur les Infusoires, analogue aux propriétés bactéricides découvertes par James et Mandoul (13) dans le suc helmintique), il est très considérable, au contraire, lorsque dans le tube entérique de l'hôte convivent certains Trématodes de la famille des Distomides. Nous dirons, ensuite, quelle est la raison probable du fait. Si nous ouvrons d'une coupe longitudinale bien nette le rectum de l'hôte et, après avoir étendu un peu de matière fécale sur le porte-objet, nous allons l'examiner sous le champ du microscope, avec l'addition d'une goutte de solution physiologique de NaCl, nous verrons alors que beaucoup des nombreux *Balantidium* qui fourmillent dans le liquide, renferment des corpuscules rouges dans l'intérieur de leur corps cytoplasmique. J'annonce dès à présent que les corpuscules sanguins ainsi observés sont exclusivement des érytrocytes, non pas des leucocytes, fait qu'on peut facilement démontrer si l'on examine du matériel bien frais. Cela faisant, on voit, spécialement au début de l'expérience, les corpuscules colorés en rouge et munis d'un noyau régulièrement ovoïdal mieux discernable dans des préparations permanentes. Ce détail nous montre que, du moins pour ce qui concerne le *Bal. entozoon*, les leucocytes sont réfractaires à être englobés par le parasite. Aucun autre inclus nutritif qui ne soit représenté par les érytrocytes n'a jamais été observé, quoique l'ambiant fût toujours rempli de détritus d'algues, de bactéries, d'œufs de Distomides et de Nématodes, d'Opalinae et d'autres petits Infusoires. Je me demande alors, si les érytrocytes ne constitueraient, par hasard, le seul aliment que le parasite emploie afin de se nourrir. Les expériences suivantes, en ce qu'elles excluent toute circonstance contingente du phénomène, nous mettront en degré de considérer comme normal et exclusif un tel mode de nourriture.

Expérience I.

Comment se comportent les parasites obligés de vivre dans un milieu privé de globules rouges, auprès de ceux qui continuent leur existence dans un milieu fourni de ces corpuscules?

On enlève les parasites du rectum en les transportant dans des solutions physiologiques de différente densité. A cet effet on préfère des solutions à 5 ou 7 ‰ de NaCl qui donnèrent à Enriques (9) les plus beaux résultats pour la conservation en vie des Opalinae. Même dans ces expériences du reste, les *Balantidium* sont accompagnés d'habitude de nombreuses Opalinae de l'espèce *O. dimidiata*, espèce très fréquente dans l'intestin terminal de la grenouille et qui à été le sujet de quelques-unes de mes observations. On voit aussi que les Opalinae présentent une résistance plus forte au décès que les *Balantidium*. On peut facilement expliquer ce fait, en admettant que les *Balantidium*, pour la raison même qu'ils se nourrissent d'érytrocytes, ne sont plus aptes à vivre dans un milieu dépourvu de ceux-ci, tandis que les Opalinae, dont la nourriture s'effectue par un procès spécial d'osmose, peuvent y résister plus longuement. Pour confirmer cette manière de voir, je m'efforçais de ne pas altérer, autant qu'il m'était possible, le milieu où vivent régulièrement les *Balantidium*, ajoutant aux solutions sus-dites quelques gouttes de sang de l'hôte. Ici, en effet, selon mon attente, les *Balantidium* se tinrent en vie plus longuement que dans les solutions isotoniques de contrôle, dépourvues de sang. C'est particulièrement dans la solution à 7 ‰ fournie de corpuscules que les *Balantidium* vécurent pendant un jour entier, en se conservant, pendant tout ce temps très vifs, et remplis en outre de globules d'une couleur jaune-orangée. Il va sans dire que ces globules n'étaient autre chose que des érytrocytes en différents degrés de digestion. Cette expérience, tout en confirmant le fait remarqué par Enriques, c'est-à-dire qu'une solution à 7 ‰ de NaCl est la plus voisine à la concentration normale du sang de l'hôte, nous démontre clairement que les *Balantidium*, afin de se conserver en vie en dehors de leur élément naturel, ont besoin de solutions pourvues de corpuscules sanguins.

Expérience II.

Les *Balantidium* vivent-ils dans un milieu nutritif qui ne contient pas des érytrocytes?

Pour voir si le mode de nutrition hématophage présentée par les *Balantidium* est exclusif ou simplement occasionnel, il me vint spontanément à l'esprit d'expérimenter la capacité qu'ils pourraient avoir, par hasard, de se nourrir de toute autre substance. Il faut cependant se rappeler que les parasites dans le rectum n'englobaient pas la moindre quantité de fèces (algues ou détritus d'algues, bactéries, infusoires très petits etc.), leur repas naturel étant toujours donné par le globule rouge. Il fallait voir, en d'autres termes, si ce mode de nourriture était simplement plus agréable, ou absolument nécessaire aux parasites. J'ajoutai à cet effet dans une solution physiologique à 7 ‰ de NaCl des algues et des bactéries, organismes très fréquents à rencontrer dans toutes les eaux douces, et pabulum ordinaire de tous les infusoires vivant librement. Si l'on suit, dans une chambre humide, la destinée des *Balantidium*, après les avoir transportés dans la solution sus-dite, on observe d'abord qu'ils s'abstiennent absolument d'absorber cet aliment et que la mort suit de près, en conséquence de la détérioration progressive des fonctions végétatives. En même temps on voit disparaître l'une après l'autre, toutes les vacuoles alimentaires, de sorte qu'il ne reste enfin de bien visible que la seule vacuole pulsante avec son cytopige. Cela peut s'expliquer en admettant d'une part la complète absence d'aliment nutritif et de l'autre la défécation des restes pas assimilables des substances, qui se trouvaient dans le corps des parasites au début de l'expérience. — En considération de cette expérience et de la suivante, qui en constitue pour ainsi dire la réciproque, l'assertion me semble très explicite que font Yv. Delage et E. Hérouard dans leur traité de Zoologie concrète: „... Il n'y a pas de choix d'ordinaire dans les aliments: la particule qui se présente est acceptée sans examen. On peut faire absorber à l'animal des poudres inertes qu'il doit rejeter comme fèces sans avoir rien extrait.“

Expérience III.

Les Infusoires non parasites peuvent-ils englober les corpuscules rouges du sang?

Cette expérience est l'opposée de la précédente. Si la nutrition au moyen des corpuscules rouges représente un cas spécifique d'adaptation au parasitisme, les Infusoires non parasites pourraient-ils se nourrir des mêmes corpuscules? A ce sujet je fis plusieurs essais avec des Infusoires libres, très communs, appartenant au sous-ordre

des Gymnostomidae (p. ex. *Pelecida rostrum*) ou à celui des Hymenostomidae (*Paramaecium aurelia*). Particulièrement intéressants sont les résultats obtenus avec la dernière espèce systématiquement voisine du *Bal. entozoon*, lorsqu'on tient compte de la rareté ou de l'état de parasitisme des autres Hétérotriques. Voici comment je procédai. D'abord je mis une petite goutte du liquide où vivaient les Infusoires en question, sur un porte-objet, et j'ajoutai à cette goutte une solution physiologique à 0,66 % qui, sans nuire aux Protozoaires, permet la vie aux corpuscules du sang. Les Infusoires, en effet, dans cette solution continuaient à vivre à leur aise et à se mouvoir avec rapidité. Je pris, ensuite, une petite quantité de sang frais de grenouille et je l'ajoutais à la goutte. Alors les Infusoires, excités peut-être par la présence des corpuscules sanguins, se mouvaient au premier moment plus vivement qu'au début de l'expérience, en ouvrant de longs sillons dans le liquide rempli d'érytrocytes. Bientôt le mouvement s'affaiblissait, il devenait de plus en plus lent, il cessait du tout. L'Infusoire s'arrêtait, mort ou du moins immobilisé. C'est difficile de vouloir expliquer la raison de cet étrange phénomène: non seulement l'Infusoire ne se meut plus dans le nouveau milieu nutritif, mais il y trouve la mort. Celle-ci probablement est produite par l'impossibilité qu'ont les Infusoires à vivre dans une solution hypertonique causée à son tour par la présence des corpuscules sanguins, hypertonisme qui porte, sans doute, au phénomène de la plasmolyse. Probablement encore la mort est due à une influence toxique, que les érytrocytes pourraient exercer sur les Protozoaires non parasites.

Expérience IV.

Durée de la digestion du globule rouge et différentes phases de cette dernière.

Un phénomène digne d'étude c'est l'observation de la durée de la digestion des corpuscules rouges, que le *Balantidium* introduit au moyen de son cytostome dans l'intérieur du corps. Pour atteindre le but, j'ai dirigé mon attention sur des préparations tenues en chambre humide. J'ai pris, à cet effet, un petit vase cylindrique de verre, que j'ai remplis presque entièrement d'une solution physiologique à 0,66 %, et sur lequel j'ai renversé le porte-objet, renfermant des fèces avec des parasites. A dessein j'ai choisi le porte-objet, où les *Balantidium* se montraient en plus grande quantité remplis de sang, détail dont il fallait s'assurer en regardant la préparation

au microscope. L'expérience m'ayant démontré qu'ainsi faisant, la matière fécale, malgré l'usage de la chambre humide, se desséchait en peu de temps — une demi-heure au plus — je pensai ajouter une goutte de solution physiologique à 7 $^0/_{00}$ qui, comme on l'a vu plus haut, est celle que les conditions vitales de l'infusoire supportent le mieux. De cette façon on peut conserver les parasites vivants pendant un minimum de deux heures. Les observations doivent être faites à de brefs intervalles, en transportant le porte-objet de la chambre humide au microscope. Si l'on observe pendant un $^1/_4$ d'heure environ, on verra que les érytrocytes, que les infusoires renferment dans leur cytoplasme, se sont considérablement décolorés depuis le commencement de l'expérience. Ils passent successivement du rouge orangé au jaune, et simultanément les érytrocytes s'amassent dans la portion moyenne du corps, tout autour de l'appareil nucléaire. Après une demi-heure, la masse des corpuscules, de plus en plus palis de couleur, se réduisent même comme quantité et se disposent vers la partie postérieure du parasite, de telle manière, cependant, qu'on puisse observer encore pendant quelque temps sa concentration dans le voisinage du noyau. Après $^3/_4$ d'heure d'expérience, les quelques érytrocytes restés ne montrent autre chose que les ombres, enfin il disparaissent totalement, après une heure, dans presque tous les *Balantidium* qui en renfermaient au début de l'expérience. En même temps on observe, dans le voisinage du noyau d'abord et plus tard dans la portion postérieure du cytoplasme, des vacuoles plus ou moins grossies et nombreuses. Au dernier moment de l'expérience, savoir, lorsque toute empreinte des érytrocytes s'est effacée, on ne voit plus des vacuoles dans la portion susdite, tandis que se fait de plus en plus visible la vacuole postérieure s'ouvrant très fréquemment dans un cytopige. Quelques-uns des stades digestifs plus haut décrits ont été représentés schématiquement dans la fig. 1 du texte. Les dernières phases de la digestion s'observent après une heure, une heure et demie au maximum du commencement de l'expérience. La durée de la digestion des érytrocytes de la part des *Balantidium* est, comme on vient de le voir,

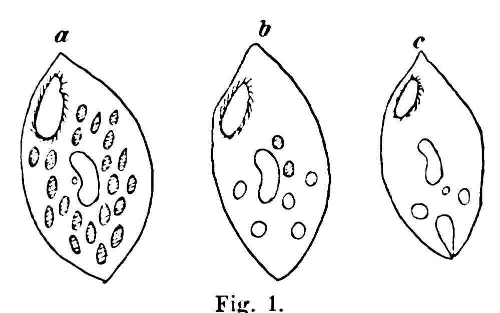


Fig. 1.
Trois stades différents de la digestion des érytrocytes de part du parasite, dessinés in vivo. Schématique. Zeiss oc. 4, ob. 8.

assez courte. Si l'on pense, en effet, que l'érytrocyte des mammifères est détruit par la rate dix heures après sa formation, on pourra aisément constater que l'énergie des enzymes mise en jeu par le *Balantidium* pendant la digestion des corpuscules rouges, est plus grande, par rapport à celle présentée par les enzymes qui sont à disposition de la cellule splénique pour le même usage. Un autre fait d'importance capitale ressort des observations surexposées. L'influence du *Bal. entozoon* à soustraire les érytrocytes du sang de l'hôte est si énergique qu'on peut le considérer comme la cause, dans ce dernier, d'une forte oligocytémie. Supposons en effet que soient 10 à peu près les corpuscules rouges renfermés dans le cytoplasme du parasite; celui-ci, pendant le cours de 24 h. aura détruit à son hôte plus de 240 corpuscules, et, en admettant aussi qu'il y ait un minimum de 100 parasites dans l'intestin terminal d'une grenouille infectée, celle-ci aura perdu, au bout de 24 heures presque 24000 érytrocytes, nombre certainement pas négligeable! Cela explique un fait que j'ai fréquemment rencontré: les grenouilles qui sont plus infectées par le parasite sont aussi les moins florissantes et les plus petites de dimension.

Expérience V.

Altérations chimiques apportées dans les érytrocytes englobés par le *Bal. entozoon.*

Outre la désagrégation et les successives altérations morphologiques, dont il sera question dans la seconde partie de ce travail, je dois rappeler ici, que l'action principale du parasite sur l'érytrocyte est d'en séparer l'hémoglobine du strome. On peut très facilement remarquer ce fait, en observant la successive décoloration du corpuscule pendant les phases de la digestion. Cela conduit aussi à l'altération de la constitution chimique de l'hémoglobine. Si l'on procède, en effet, sur des porte-objets contenant des parasites farcis d'érytrocytes, à l'aide de la technique, à la recherche des cristaux d'hémoglobine ou à ceux de chlorhydrate d'hémine, on n'arrive à obtenir ni les uns, ni les autres. La destruction de l'hémoglobine doit se produire aussitôt que l'érytrocyte est avalé par l'infusoire, car, même dans ce moment, on n'aurait pû mettre en évidence les cristaux en question.

Expérience VI.

Nutrition in vitro des *Balantidium* au moyen des érytrocytes.

J'ai tenté cette expérience moins pour m'assurer du fait, que les *Balantidium* se nourrissent d'érytrocytes, chose du reste qui, d'après ce qu'on vient d'exposer, me semble suffisamment démontrée, que pour saisir les particularités avec lesquelles s'accomplit l'introduction du corpuscule dans l'intérieur du corps de l'infusoire. On prend une petite quantité de fèces contenant des *Balantidium* pourvus d'érytrocytes (on explore à cet effet très attentivement la préparation au microscope) on l'augmente d'une goutte de NaCl à 7 ‰ et on ajoute enfin à la boue, de la pointe d'une aiguille, une très petite quantité du sang de l'hôte. On parvient à des résultats positifs seulement pendant les premiers moments de l'expérience, savoir lorsque les érytrocytes sont encore contenus dans le liquide. En ce cas il est très facile de voir saisir entre les cils du cytostome d'une part, et la membrane ondulante de l'autre, quelque corpuscule apporté au cytostome par le tourbillonnement des parties vibratiles que nous avons mentionnées. Bientôt l'érytrocyte est porté à l'intérieur du pharynx, pendant que l'Infusoire peut englober d'autres de la même façon. Je m'occuperai plus diffusément à la suite, de ce premier placement des corpuscules sanguins ingérés. Peu après le commencement de l'expérience en question, ces derniers, privés d'un mouvement actif et particulièrement à cause de l'augmentation du poids spécifique, en comparaison de celui du liquide ambiant, descendent davantage et finissent par adhérer au porte-objet. C'est pourquoi les *Balantidium* qui s'agitent encore au sein du liquide, mais dans un plan immédiatement supérieur, ne peuvent plus saisir ni ingérer leur repas.

D'après les expériences dont nous venons de faire ici un exposé très concis, il me semble suffisamment prouvé que même les *Bal. entozoon* parasites de notre *Ranae esculenta*, ainsi que les autres espèces de *Balantidium* dont parle Bezzenberger, se nourrissent de corpuscules sanguins et précisement d'érytrocytes. Cette façon de se nourrir cependant est exclusive et représente une adaptation au parasitisme de la part du *Bal. entozoon*, en ceci consiste à mon avis, le point nouveau de la question. En effet on a pu facilement démontrer que ce dernier ne supporte point d'autre genre de nourriture, tandis que les Infusoires libres ne peuvent se nourrir, à leur tour, dans un liquide pourvu de corpuscules sanguins, ils meurent presque immédiatement. Pour ce qui concerne l'ingestion des érytrocytes, elle s'effectue par le cytostome, comme chez tous les autres Infusoires et de la même façon.

Un point pas encore éclairci et dont nous ne pourrions cependant dissimuler l'importance, c'est de relever le procès par lequel les érytrocytes sortent de la muqueuse intestinale.

Il est à supposer que le *Balantidium* met à profit le sang provenant de la muqueuse par des traumes qu'y apportent d'autres parasites, très probablement des Distomidae, qu'on rencontre aussi fréquemment dans l'intestin terminal de la grenouille. En effet l'appareil digestif de ces helmintes est parfois rempli de corpuscules rouges enlevés, sans aucun doute, au sang de l'hôte. Dans la fig. 2 du texte on a représenté un des aspects les plus communs de la muqueuse intestinale en relation avec des parties atteintes par le parasite. Comme on va le voir, les cellules épithéliales du sommet et même celles de la vase du ville sont en certains points presque complètement détruites. C'est précisément par une semblable déchirure de la muqueuse que les corpuscules sanguins provenant du vase du ville, se font chemin à la lumière du tube digestif. Néanmoins je n'exclus point que cette dégénération de la muqueuse puisse produire un état inflammatoire de celle-ci, causé par la présence du parasite, qui loge assez fréquemment entre les replis du ville et en particulier à la base de ce dernier. Je n'ai cependant d'autres arguments valides, pour soutenir mon opinion.

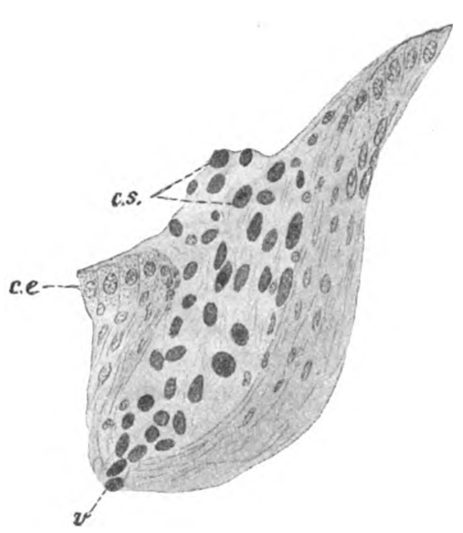


Fig. 2. Fixat.: Subl. alc. acid. Color: hémat. ferr. Coupe d'un trait de la muqueuse intestinale de Grenouille, en voie de dégénération. *ce* = cellules épithéliales; *cs* = corpuscules rouges; *v* = vase du ville. Zeiss oc. comp. 4, ob. 8.

En tous les cas, cette manière, toute spéciale de nutrition présentée par le *Balantidium* se prête à nous donner l'explication d'un fait très fréquent à observer.

Le fait est le suivant: Le *Balantidium coli* se rencontre, chez l'homme, seulement dans les cas où l'intestin est infecté d'ulcères, de tumeurs, de diarrhées saignantes, particulièrement en suite d'anchylostomiase, et dans tous ceux qui peuvent donner au parasite le

repas qui lui convient. De tous ces cas, on peut former une vaste littérature.

Seconde partie.

Les phénomènes intimes de la digestion de l'érytrocyte à l'intérieur du corps cellulaire du *Bal. entozoon*.

Dans la seconde partie de ce travail, à laquelle j'ai consacré la plupart de mes recherches, j'ai tâché d'étudier les phénomènes intimes de la digestion de l'érytrocyte, depuis le premier moment lorsqu'il pénètre dans le corps du parasite, jusqu'au dernier où il ne reste plus de trace du corpuscule sanguin ingéré. Une semblable étude me paraissait singulièrement intéressante; soit parce que les Parasitologues, tandis qu'ils se sont occupés en détail de la destruction de l'hématie chez les parasites endoglobulaires, ont presque négligé du tout la manière dont elle est digérée par les Protozoaires extra-globulaires; soit parce que ce procès de nutrition, cytologiquement étudié, diffère de la digestion commune qui s'effectue chez les Infusoires, pour les substances alimentaires introduites dans leur cytoplasme. En outre il se prête très bien à nous faire tirer des conséquences de caractère général pour le mécanisme physiologique de la cellule, du moins pour celle vivant librement.

Méthodes de technique.

Je vais donner ici un exposé bref de la technique employée dans cette seconde partie de mes recherches. Les méthodes d'observation ont été à vrai dire assez variées, mais je parlerai seulement de celles qui, grâce au succès des résultats, ont été employées par moi plus fréquemment. A part l'observation faite au frais, ou dans une solution isotonique de NaCl à 7°/₀₀ avec, ou sans la coloration vitale, au moyen de laquelle on peut suivre in vitro toutes les phases de la digestion du corpuscule rouge, je procédais à l'apprêt de préparations permanentes du parasite, soit in toto, soit dans les sections. Voilà les procès qu'on doit suivre afin de se procurer des préparations in toto que je vais décrire, parce qu'ils sont un peu différents de ceux connus jusqu'à présent.

1° On étend sur le porte-objet une quantité très petite de contenu cloacal, moins farci de fèces, mais pourvu de nombreux

parasites, de sorte qu'on peut obtenir une couche aussi mince que possible.

2° De suite on fixe avec une solution saturée aqueuse de sublimé qu'on a soin de laisser tomber à quelques centimètres de hauteur sur le préparat. Il faut faire agir le liquide fixateur pendant 5 minutes au moins.

3° On essuie avec du papier de filtre afin d'enlever presque la totalité du fixateur, on laisse ainsi dessécher pendant deux ou trois heures de suite dans un ambiant peu aéré.

4° Lavage au moyen de l'eau jodo-jodurée, très indiquée pour dissoudre les cristaux de $HgCl^2$. On a soin, cependant, d'écarter le précipité blanc-rougeâtre qui se forme bientôt, en ajoutant de la nouvelle solution jodée, jusqu'à ce que le réactif se montre fort limpide. On fait agir la solution susdite pendant 5—10 minutes.

5° Lavage dans l'alcool à 35°.

6° Lavage dans l'alcool à 70° jodé, jusqu'à ce que le cytoplasme de l'Infusoire redevienne très net, quittant l'aspect granuleux que lui avait donné l'action du fixateur.

7° Lavage dans l'alcool à 70°.

8° Coloration avec l'hématoxyline acide de Ehrlich pendant 10—15 minutes.

9° Lavage graduel dans les alcools supérieurs jusqu'à l'absolu, diaphanisation par le créosote, éclaircissement avec le xylole, monture en baume du Canada.

Après l'emploi de cette méthode de fixation et de coloration, le cytoplasme du parasite se colorait en violet clair; le macronucleus en bleu fort, le micronucleus restait ou bien incolore, ou bien montrait une légère teinte rosée. Les noyaux des corpuscules rouges présentaient toujours une charmante coloration bleu violette, tandis que leur protoplasme restait tout à fait décoloré. Chaque érytrocyte gagnait ainsi l'aspect d'un grand vacuole clair contenant le noyau et renfermé, à son tour, par le cytoplasme du parasite. Tirant parti du fait, que les corpuscules rouges présentent d'ordinaire une grande affinité pour les couleurs acides (éosine, orange, fuxine acide) j'essayai une seconde coloration avec l'une de ces couleurs, qui pût colorer aussi le protoplasme des érytrocytes. Au but que je me proposais répondit assez bien l'éosine en solution alcoolique. Pour cette raison, après la coloration avec l'hématoxyline et successif lavage dans l'alcool à 70°, je colorais pendant 40—60" par l'éosine, et je procédais ensuite aux passages précédemment indiqués au N. 9. L'évaluation du temps d'immersion dans l'éosine exigeait une pratique

très grande, car, surpassant un certain point, la couleur s'attachait même au cytoplasme du parasite et il finissait par perdre la brillante coloration de contraste avec le plasme du corpuscule. Il est très clair que ce détail de technique est d'un très grand aide pour l'explication des faits qui viennent d'être observés. Dans un optimum de coloration, l'éosine colorait en rouge-orangé le cytoplasme des érytrocytes, même dans les fractions les plus petites, tandis qu'elle ne colorait point le cytoplasme du parasite qui présentait au maximum une teinte faible entre le violet et le rose. Si l'on ajoute à tout ce qu'on vient de dire le fait, que l'éosine comme l'hématoxyline offrent une résistance considérable à se décolorer, nous pouvons en conclure que les résultats obtenus d'après cette méthode, au moyen de laquelle j'ai fait la plupart de mes observations étaient certainement excellents.

Non moins utiles, il faut le dire, se sont montrées les observations portées sur les coupes. Pour obtenir ces dernières on fixe des petits morceaux de l'intestin terminal de *Rana esculenta*, après s'être assuré que celui-ci renferme les parasites en nombre assez considérable. Les fixateurs employés sont très variés, cependant j'obtins les plus beaux résultats avec une solution aequalibus partibus de sublimé, saturé d'alcool à 90°, acidifié par quelques gouttes d'acide acétique, ou bien avec le mélange de Hermann, en y substituant, en même mesure, le chlorure de Palladium au sel de Platine, ou enfin avec le liquide fixateur de Benda. La coloration des coupes à l'hématoxyline ferrique, à laquelle on fait parfois suivre une seconde coloration à la rubine, est préférable. Chacune de ces méthodes de préparation m'a permis d'observer des particularités très importantes de structure, comme je vais le dire, parlant des faits qui seront exposés dans cette partie de mon travail.

Je rappelle ici, une fois pour toutes, que les observations relatives aux corpuscules rouges et aux vacuoles ont été faites à l'aide des préparations in toto de *Bal. entozoon.* Pour ce qui concerne l'appareil nucléaire et les différenciations cytoplasmiques du parasite, les préparations sur les coupes sont celles qui se sont le mieux prêtées.

Pour mieux saisir les différences qui existent entre le mode d'ingestion et de digestion du corpuscule, au sein de l'endoplasme du parasite, et ce qu'on connaît jusqu'à présent par égard à la digestion des substances nutritives, telle qu'elle se produit dans le corps des Protozoaires en général et en particulier chez les In-

fusoires, je reporte ici ce que disent à ce sujet J. Delage et E. Herouard dans leur traité de Zoologie concrète: „ . . . Ces particules sont précipitées dans la dépression péristomienne et la parcourent de haut en bas pour arriver à la bouche. Là, elles traversent le pharynx et arrivent en contact avec l'endoplasme qui en occupe le fond. Sous la pression de l'eau poussée par les membranelles en même temps que les particules alimentaires, l'endoplasma est refoulé et, au fond du pharynx se forme une goutte dans laquelle sont contenues les particules alimentaires. La goutte grossit lentement, à mesure que de nouvelles quantités d'eau arrivent et, à un moment, lorsqu'elle est assez grosse, on la voit s'ébranler sous la poussée de la cyclose de l'endoplasme où elle plonge et finalement se détache. Elle est ainsi transformée en une vacuole alimentaire qui s'éloigne lentement du pharynx, pendant qu'une nouvelle goutte commence à se former." Voici comment se produit le même procès d'ingestion pour les érytrocytes renfermés dans l'endoplasme du *Bal. entozoon*. Au moyen du courant déterminé par le mouvement tourbillonnant de la membrane et des cils du péristome, l'érytrocyte est introduit dans le pharynx, où plusieurs peuvent pénétrer l'un après l'autre. Il n'y a jusqu'ici rien de différent avec le procédé typique d'ingestion, qu'on retrouve généralement décrit chez les autres observateurs. Avec l'érytrocyte ne pénètre cependant aucune quantité d'eau si petite qu'elle soit dans l'intérieur du cytoplasme.

On peut bien se rendre compte de ce fait, si l'on observe que, jusqu'au moment où commence la digestion, l'érytrocyte n'est pas encore renfermé dans une vacuole. On le distingue parfaitement en examinant les fig. 1, 2, 3, 4 de la Planche, où l'on a dessiné quelque érytrocyte à ce stade, et en particulier la fig. 1 qui représente une des premières phases de l'ingestion. Maintenant remarquons comment à la phase de l'ingestion suive et se développe celle de la digestion , d'après les données les plus certaines. Je me rappelle à cet effet ce que disent Delage et Hérouard dans leur Traité de Zoologie concrète précédemment cité: „... Le liquide de la vacuole est d'abord simplement de l'eau. Mais des échanges osmotiques avec le liquide plasmatique le transforment peu à peu en une liqueur acide apte à digérer les particules incluses. Celles-ci sont en effet dissoutes et réduites à un résidu fécal, tandis que les substances nutritives dissoutes repassent dans le cytoplasme avec la majeure partie du liquide vacuolaire." Différentes, dans notre cas, et plus compliquées sont les phases de la fonction digestive. Du pharynx

l'érytrocyte pénètre dans l'endoplasme en y occupant bien souvent une position antérieure au noyau, et précisément la portion comprise entre celui-ci et le cytostome. Toutefois il arrive, peu fréquemment du reste, d'observer quelque érytrocyte encore intégre même dans la partie postérieure du corps de l'Infusoire. Ces faits sont assez clairs pour nous démontrer que les érytrocytes restent en général inattaqués dans la partie antérieure de l'endoplasme et que, par exception seulement, il peuvent l'être même dans la partie postérieure où, comme règle, le procès digestif est suffisemment avancé. Cela provient, à mon avis, à cause de la différente aptitude à la digestion dont l'endoplasme prénucléaire des érytrocytes est capable. Lorsque énergiquement cette aptitude se développe, la digestion commence dans la partie antérieure, mais si elle y est faible, l'érytrocyte s'avance davantage jusqu'à ce qu'il atteint la partie postérieure où il sera alors plus ou moins promptement digéré. Cette différence d'intensité dans le pouvoir digestif s'explique, je pense, par le différent stade physiologique où se trouve l'animal, plus que par l'abondance des érytrocytes qu'il a avalés. En d'autres termes: si dans l'endoplasme de la partie prénucléaire il s'est accomplie une action digestive active, en un moment précédant immédiatement celui où y pénètre un nouvel érytrocyte, ce dernier ne sera plus attaqué par cette partie, dépourvue désormais des principes chimiques nécessaires à la besogne, mais il sera forcé d'émigrer dans la partie postérieure munie de ces mêmes principes parce qu'en phase de repos. A part tout cela, on peut certainement admettre que la part plus activement digestive de notre Infusoire est donnée par une zone moyenne plus ou moins large d'endoplasme contenant l'apparat nucléaire. Nous verrons ensuite quelle est la raison de cette „localisation“ de la région digestive. Continuons maintenant à décrire les phénomènes postérieurs à celui de l'ingestion des érytrocytes. Le phénomène suivant immédiatement celui de l'ingestion est caractérisé par une phase que j'appelle „désagrégation, à laquelle succède rapidement l'autre de la vacuolisation“. Le strome de l'érytrocyte ingéré, qui présente déjà une forme irrégulière, commence aussi à se lober, tandis que le noyau, tout en gardant sa forme ovoïdale, se réduit peu à peu de dimension. On pourra bien se faire une idée de ce fait en regardant la fig. 2 de la Planche, où, à côté et extérieurement d'un *Balantidium* avec des érytrocytes englobés, on voit un corpuscule rouge normal. Au fur et à mesure que le strome subit cette action de désagrégation il est moins coloré par l'éosine, et lorsqu'une telle phase de désagrégation est suffisamment avancée, on

verra chaque lobe se séparer de la substance similaire, et du noyau de l'érytrocyte pour se déposer près de ce dernier. Dès ce moment, les petits lobes s'écartent davantage du noyau, en même temps que commence la vacuolisation proprement dîte: Tandis que cette phase était primitive, comme on l'a vu plus haut, pour les phénomènes digestifs communément décrits chez les autres Infusoires, dans notre cas, au contraire, elle se produit à un moment plus ou moins avancé de l'ingestion. Soit les lobes du strome, en particulier lorsqu'ils sont représentés par des globules plus ou moins considérables (les plus petits peuvent rester même non vacuolisés) soit les noyaux qui se trouvent à une certaine distance de l'appareil nucléaire, se présentent chacun renfermé respectivement dans une vacuole aux parois mal définies (Pl. VII fig. 3). Ces vacuoles ne répondent qu'en partie aux vacuoles alimentaires qu'on décrit généralement. Ils y répondent en effet en ce qu'ils contiennent le matériel nutritif, quoique peu semblable à celui qui fut ingéré, mais ils en diffèrent en ce qu'ils ne renferment ni eau, ni autre liquide de provenance extérieure. Le liquide contenu par ces vacuoles est exclusivement un suc enzymatique que l'endoplasme sécrète afin de digérer la partie inglobée du corpuscule rouge. De cette manière on peut avoir la preuve la plus éclatante que l'endoplasme de l'Infusoire produit un suc particulier contenant l'enzyme. Avant que cette constatation eut été faite nous ne pouvions que soupçonner la présence d'un enzyme, ou plutôt d'un liquide acide qui s'ajoutait au suc déjà préexistant de la vacuole. Un fait très remarquable est aussi l'action spécifique de l'enzyme sécrété par l'endoplasme dans la vacuole sur le strome renfermé dans cette dernière, en ce que cet enzyme a seul la faculté de digérer la substance du strome corpusculaire. Cependant il faut bien nous entendre. Une fois arrivée la phase de la désagrégation, l'endoplasme englobe, comme on l'a dit plus haut, soit les globules du strome, soit, bien que plus rarement, le noyau de l'érytrocyte. Les globules du strome, contenus dans la vacuole, se font de plus en plus petits, grace à l'action digestive du liquide où il se trouvent enfoncés. On arrive facilement à cette conclusion, lorsqu'on considère la petitesse du granule, par rapport à la capacité plus considérable de la vacuole qui le renferme. Maintenant au fur et à mesure que la digestion progresse, je le répète, le globule du strome se décolore de plus en plus, savoir il quitte peu à peu son éosinophilie. Arrêtons-nous à observer de plus près le mécanisme chimique de cette digestion. L'enzyme élaboré dans l'intérieur de la vacuole qui renferme la parcelle de strome doit être très dilué,

particulièrement dans le cas où cette dernière atteint une certaine grandeur. Il réussit, en effet, à dissoudre l'hémoglobine et nous savons que seulement les solutions aqueuses fortement diluées de sels ou d'acides, comme on va de voir tout à l'heure. peuvent produire une pareille action. En outre le pouvoir digestif de cet enzyme doit être très énergique, si l'on pense que la durée de la digestion du strome corpusculaire est relativement courte (voir expérience IV) et le degré de la digestion de ce dernier est presque complet. En effet il arrive assez souvent d'observer que les détritus restés dans la vacuole sont peu ou nullement appréciables. Maintenant comparons l'activité digestive qu'exercent sur l'hématie les enzymes qu'au rencontre dans certains organes des animaux supérieurs, avec l'autre exercée sur cette dernière par certains composés chimiques. L'organe hémolytique par excellence, chez les Vertebrés. est la rate ou, à sa place. tout autre ganglion lymphatique. Il y a dans ces organes de grandes cellules, parmi lesquelles, sont typiques les cellules sphériques qui renferment des hématies en voie de destruction. Nous ne connaissons cependant les rapports intimes de ce procès hémolitique que l'on attribue en partie à la grande quantité de fer contenue dans la rate et dans la veine splénique à son point d'issue. D'autre part, donnée l'homogénéité structurelle de l'hématie, nous ne pouvons tirer aucun profit de ce mode de digestion par égard à la physiologie cellulaire. La même remarque a été faite avec raison par Bottazzi (3) au Dr. Manca qui étudia l'action de certains venins — chlorydrate de cocaïne ou de morphine, sulfate de strychnine ecc. — sur la résistance qu'oppose l'hématie, lorsqu'on s'efforce à lui faire quitter son hémoglobine. résistance qui s'affaiblerait sous le traitement des venins qu'on vient de mentionner. Une telle résistance diminuerait aussi sous l'influence d'autres compositions chimiques et même d'acides dilués. On pourrait par analogie soupçonner que le suc de la vacuole alimentaire, à l'intérieur de laquelle se produit la digestion du globule de strome, agit dans un milieu liquide de nature acide.

Nous verrons par la suite en quoi ce suc enzymatique diffère de celui qui sert à la digestion du noyau de l'érytrocyte. Maintenant, notons, que ce suc met moins de temps à annuler la résistance que présente l'hémoglobine à se séparer du strome corpusculaire, que n'en emploient les solutions plus ou moins concentrées de NaCl dans l'eau distillée. Tandis qu'on arrive au bout d'une heure à peu près, comme on l'a vu, à l'ombre de l'érytrocyte, à l'intérieur du corps de *Bal. entozoon*, la décoloration de la hématie s'accomplit au contraire entre un

minimum de 2 h. et un maximum de 24 pour les solutions moins concentrées de NaCl (qui sont aussi les plus énergiques) comprises dans une échelle ascendante entre gr. 0,20 et gr. 0,80, du sel, dissout respectivement dans l'eau distillée.

D'après ces donnés on peut tirer les deux conséquences suivantes. Premièrement l'enzyme qui dissout le globule rouge doit agir dans un liquide de concentration assez faible, soit alcaline ou acide la nature chimique de ce dernier; en second lieu il exerce, dans la séparation de l'hémoglobine, une action beaucoup plus énergique que celle que produit une solution même très dédoublée de NaCl, ou l'autre enzyme qu'on suppose à l'intérieur de la cellule splénique.

Comme on l'a dit, le granule de strome inclus dans la vacuole endoplasmique réduit de plus en plus ses dimensions, et, dans la plupart des cas, il disparaît entièrement. Il laisse parfois un résidu inattaqué par le liquide de la vacuole, qui à ce moment se résorbe, tandis que dans le premier cas elle restait à constituer une vacuole fécale. Ce qui reste maintenant du strome de l'érytrocyte, après avoir subi l'action enzymatique du liquide vacuolaire, c'est parfois un très petit granule colorable par l'éosine, granule qui se rapproche de plus en plus du noyau. Cela explique le fait, qu'on rencontre souvent beaucoup de ces petits granules logés dans le voisinage du macronucleus de l'Infusoire, avec les noyaux des érytrocytes qui y sont entrain d'être digérés (Pl. VII fig. 4). On doit admettre que ces résidus stromatiques sont difficilement attaquables par l'enzyme de la vacuole, et que leur dernière digestion se produit dans le voisinage de l'appareil nucléaire à l'aide d'un enzyme élaboré par celui-ci. Cet enzyme a l'air d'être, d'après certains faits que nous aurons soin d'exposer plus loin, bien plus énergique que le premier. Il me semble risqué d'évaluer la partie chimique du strome, qui n'ayant pas été attaqué par l'enzyme vacuolaire endoplasmique, devient susceptible au contraire, dans le voisinage du noyau.

D'accord avec les lois physiologiques de la digestion, qui nous indiquent le fer comme l'un des éléments les moins digestifs de l'organisme (voir à ce propos la Physiologie de Luciani (18) on pourrait soupçonner que cette partie soit donnée par les restes de l'hémoglobine qui contient en grande abondance le minéral en question. Allons maintenant examiner la digestion des noyaux des érytrocytes séparés, on l'a vu, du cytoplasme du corpuscule à la suite de la phase de désagrégation. Même autour du noyau, resté isolé, apetissé et souvent pycnotique, se forme parfois une vacuole. Le liquide de cette vacuole, cependant, exerce une faible action digestive sur le

noyau ou même il n'en exerce aucune. Cela est aisé à concevoir d'après l'observation fréquente à faire de noyaux intégres, quoique englobés, qu'on rencontre à une certaine distance de l'appareil nucléaire du parasite (Pl. VII fig. 3) et du fait que les noyaux très fréquemment aussi ne sont pas englobés, mais comme inclus dans le cytoplasme, sans la nécessité que celui-ci se vacuolise à leur contact. Ici donc fait régulièrement défaut cette réaction chimique de l'endoplasme qui porte à la formation de la vacuole, raison pour laquelle nous pouvons retenir avec sécurité que le suc qui digère le strome n'agit pas sur la digestion des nucléines (Pl. VII fig. 5). On verra mieux dans la suite, l'importance de ce détail. A part tout cela, une action caryolytique, aussi faible qu'elle soit, est toujours expliquable par l'enzyme endoplasmique. En effet il nous est donné parfois de voir des noyaux digérés in situ, comme nous le démontre la fig. 2 de la Planche, où ont été dessiné deux de ces noyaux renfermés respectivement dans une vacuole endoplasmique et évidemment en voie d'être digérés, ayant déjà quitté leur chromatine.

Mais le lieu où se produit de préférence la digestion du noyau corpusculaire est représenté par la région de l'endoplasme voisine de l'appareil nucléaire de l'Infusoire. Ici les noyaux se rencontrent en général entassés en nombre considérable (Pl. VII fig. 1) plus ou moins proches du macronucleus et parfois comme s'ils y étaient accolés. Dans la plupart des cas, la préférence est donnée à la partie du cytoplasme voisine du macronucleus, ou bien à la partie postérieure à celui-ci, et l'on peut bien remarquer (Pl. VII fig. 1) que tandis que dans cette région se trouvent des noyaux ou des restes de noyaux des érytrocytes: dans la région antérieure, au contraire, il y a, comme on l'a vu, des érytrocytes entiers ou des morceaux de strome vacuolisés ou même des noyaux pas encore attaqués (Pl. VII fig. 3) qui cependant commencent à montrer des signes de digestion à mesure qu'ils s'approchent du macronucleus.

D'après ce qu'on vient d'exposer, au cours de ce travail, on pourrait presque prétendre que le parasite ait deux régions digestives: l'une antérieure, l'autre postérieure. Dans la région antérieure se produit l'ingestion et la désagrégation de l'érytrocyte, de même que la digestion du strome corpusculaire; dans la postérieure la digestion du noyau de l'érytrocyte. J'aime à remarquer en outre que c'est aussi dans cette dernière partie de l'animal que se produit, d'après les minutieuses recherches du Prof. A. Russo et du Dr. De-Mauro (23, 24) d'une part la fragmentation du macronucleus dans

un but sûrement nutritif et pendant le temps qui précède la scission, de l'autre la destruction des trois micronucleus produits pendant la conjugaison. C'est pourquoi les auteurs cités considèrent avec raison comme digestive la région postérieure de l'animal. Cependant on verra plus loin quelle est la différence entre le phénomène de la fragmentation du macronucleus et celui qui a été précédemment décrit par moi.

Pour revenir aux deux parties digestives, elles se prêtent à d'importantes observations et interprétations d'ordre physio-chimiques, auxquelles je ferai seulement allusion, vu la difficulté de l'argument et à cause de mon incompétence relative. La substance chimique du strome est de nature protéide et un chromoprotéide est aussi l'hémoglobine qu'on y trouve liée. Or toutes les substances protéiques, en général, et en particulier l'hémoglobine et l'oxyhémoglobine, sont solubles dans les substances alcalines, de même que dans des solutions albuminoïdes ou acides, ces dernières assez diluées. De cette nature, donc, devrait être le suc enzymatique au sein duquel se produit la digestion du strome. Il est un enzyme capable de digérer les substances protéiques qui viennent élaborées par l'endoplasme de la partie antérieure du parasite. Il en est de même pour le suc gastrique, constitué par un enzyme albuminoide — la pepsyne — et par l'acide chlorydrique produit dans l'estomac des Métazoaires, ce dernier est un organe toujours disposé dans la partie antérieure du tube digestif. Singulière analogie qui porte à une symétrie absolument complète dans la constitution morphologique d'organes aussi différents! Cela ne suffit pas. Lorsqu'on examine attentivement les animaux en possession de plusieurs estomacs, on constatera que l antérieur est toujours un estomac triturateur qui fonctionne le premier, et qui répond évidemment à la première phase de la digestion de l'érytrocyte chez le *Bal. entozoon*, c'est-à-dire à la phase de désagrégation.

Cette dernière en effet se produit dans la première partie de la région antérieure de l'Infusoire. Un estomac glandulaire on le trouve seulement dans la partie postérieure de l'appareil digestif, comme cela a lieu d'une part chez les Arthropodes, les Oiseaux et les Mammifères, de l'autre dans l'endoplasme du parasite. De même que la portion antérieure de ce dernier jouit d'une fonction digestive protéolytique, qui s'accomplit, chez les Métazoaires par l'estomac, de même la partie postérieure, exerce une fonction digestive caryolytique, qui chez les animaux supérieurs se rencontre dans les enzymes du suc intestinal. Plus tard on expliquera mieux une telle manière

de voir. Le fait que les noyaux des érytrocytes sont attirés, désagrégés et digérés dans le voisinage de l'appareil nucléaire, nous autorise à croire que cet appareil a à sa disposition des enzymes particulières qui émanent de lui pour effectuer la digestion proprement dite. Ce suc enzymatique nucléaire on peut même le mettre en évidence. En effet il arrive parfois d'observer dans des préparations permanentes ou totales de *Balantidium* tout autour de l'appareil nucléaire, une grande vacuole qui renferme ce dernier et peut atteindre, à la suite des bourgeonnements émanant de lui, tantôt la partie antérieure tantôt la partie postérieure de l'animal. Ce fait a été bien démontré dans les fig. 3 et 4 dessinées dans le texte. La vacuole, toujours à parois mal définies, doit renfermer un contenu

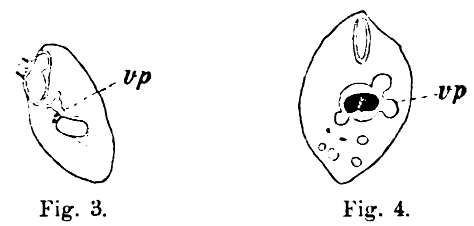


Fig. 3. Fig. 4.

Fig. 3 et 4. Fixat.: Subl. Color: hémat. Ehrlich, éosine. Préparations in toto. Schématique pour montrer le double aspect de la vacuole périnucléaire *vp*. Zeiss oc. comp. 4, Ob. 6.

liquide particulier, car, d'après les méthodes de coloration qu'on a de préférence employées, elle se présente bien colorée, tandis que cela ne se produit point pour les vacuoles dépourvues de material actif, comme p. ex. pour les vacuoles à fèces dont il sera question plus tard. Or, c'est précisément dans une telle région vacuolaire environnant l'appareil nucléaire, que d'ordinaire advient la digestion des noyaux du corpuscule rouge du sang. Voyons maintenant comment s'explique une telle fonction digestive. Le noyau, jusqu'à ce moment normal, et même hyperchromatique, à en juger par la coloration qu'il présente, commence bientôt à se décolorer.

Il n'est pas englobé par une vacuole, comme c'est le cas pour les granules stromatiques du corpuscule, mais il subit par contact, l'action digestive du cytoplasme périnucléaire, d'ordinaire peu discernable, du reste, de l'endoplasme. Après une phase de regonflement, qui peut aussi passer inobservée, et qu'accompagne, ou à laquelle suit celle de décoloration (voir la fig. 5 de la Planche), le noyau réduit de plus en plus ses dimensions, se fragmentant ou non pour subir, de cette façon, l'action digestive du suc nucléaire. La résistance

à la digestion présentée par le noyau est en général beaucoup plus accentuée que celle rencontrée dans la portion plasmatique de l'érytrocyte. Comme preuve de ce fait il nous suffirait de rappeler ici que, tandis que le cas se présente fréquemment de rencontrer un nombre plus ou moins considérable de noyaux en voie de digestion (v. les fig. 5 et 6 de la Planche) sans qu'il y ait aucune trace des globules stromatiques de l'érytrocyte, on ne rencontre au contraire de globules de strome, qui ne soient accompagnées par des restes plus ou moins appréciables de noyaux. Un mot encore sur cet étrange phénomène de caryolyse. Après avoir subi l'action de l'enzyme nucléaire, chaque noyau, ou résidu de noyau, s'écarte peu à peu de l'appareil nucléaire du parasite, et je crois possible que son ultérieure digestion puisse s'effectuer dans l'endoplasme. En effet, on rencontre parfois dans les différentes parties de ce dernier, des noyaux suffisamment atrophiés, qui ne présentent plus aucune empreinte de structure chromatique, réduits comme ils le sont à de très petits granules (fig. 6 de la Planche). Cependant je n'exclue pas que le siège plus ou moins éloigné de l'endoplasme périnucléaire présentée par ces restes de noyaux digérés, soit dû à une espèce de projection des résidus nucléaires pas digestibles, produite par ce mouvement continué de cyclose qui anime l'endoplasme. En ce cas les petits granules colorés faiblement en violet par l'hématoxyline ou en rouge par l'éosine constituent un résidu pigmentaire désormais inutile pour les procès assimilateurs de l'animal. Or la façon de laquelle se produit la destruction de ce résidu pigmentaire m'échappe entièrement.

En résumé la digestion de l'érytrocyte, outre qu'elle a lieu en deux parties distinctes du corps de l'Infusoire, comme on l'a dit plus haut, survient à deux moments différents, l'un succédant à l'autre, comme nous l'avons exposé plus haut. Tandis qu'a lieu, à un moment, dans la partie antérieure au cytoplasme, la première digestion du plasma corpusculaire, constituant pour ainsi dire la phase gastrique de phénomène, à un autre moment et de règle dans la partie postérieure se produit la seconde à l'aide de l'enzyme nucléaire, la seconde digestion des restes du plasma non encore digérés, de même que celle du noyau de l'érytrocyte. Cette seconde phase représenterait la phase intestinale du phénomène. On sait que même chez les Métazoaires cette double fonction digestive est toujours clairement définie. Soit pour ces organismes élevés, que pour ce qui concerne le *Bal. entozoon*, se conserve parfaitement le parallélisme entre les deux phases et la nature chimique des deux espèces d'enzymes qui sont en jeu dans le phénomène. Chez les Métazoaires

nous savons en effet, que dans l'estomac se digère la plupart des substances protéiques, à l'aide d'un enzyme spécial, la pepsyne, qui n'exerce cependant aucune action digestive sur les nucléines.[1])

Par contre dans l'intestin achèvent leur digestion outre que ces spécialités albuminoides, plusieurs substances protéiques, les graisses, et même les substances hydrocarbonates, d'après l'action d'enzymes spécifiques tels que la trypsine, la steapsine, l'amilopsine. Chez le *Bal. entozoon*, on l'a vu, la portion antérieure de l'endoplasme digère le strome corpusculaire, la postérieure le noyau de l'érytrocyte. Mais le plasma du globule rouge étant un proteide, l'enzyme capable de l'attaquer devrait être analogue à la pepsine et classé pourtant parmi les enzymes peptiques. Le noyau corpusculaire, au contraire, dont la constitution est donnée par de différents proteides, se digère à l'aide d'un enzyme analogue de la trypsine et considérable pour cette raison, comme un enzyme tryptique. Lorsque la première phase de la digestion vient de s'achever, la seconde se fait plus énergique et la vacuole périnucléaire à la fin de cette phase se met clairement en évidence parce qu'elle commence à devenir une vacuole à fèces, un organe excrétoire proprement dit. Examinons maintenant un autre côté non moins intéressant de ces procès digestifs qui nous occupent. Comment sortent-ils les matériaux de défécation? On aura, naturellement, résolu la question, étudiant la formation des vacuoles à fèces et leur manière de se comporter. Comme de règle, la phase de la vacuolisation succède même chez notre Infusoire à celle de la digestion. Les vacuoles cependant se rencontrent assez fréquemment dans la partie postérieure du corps de l'animal, ou logées derrière l'appareil nucléaire, ou répandues dans un espace endoplasmique qui renferme ce dernier. Leur nombre varie de beaucoup. Il y a en effet des individus qui présentent une seule vacuole fécale, d'autres qui en contiennent 3, 4, 5 et parfois même davantage. Dans ce dernier cas l'endoplasme de la partie postérieure garde un aspect vacuolisé très caractéristique.

Par contre la vacuolisation fait presque entièrement défaut dans la partie antérieure de l'animal. Faisant ainsi en somme, nous avons pu suivre par dégrés les différents stades qui ont été décrits en succinct dans la première partie de ces recherches, à propos de la durée de la digestion à l'intérieur du corps de

---

[1]) D'après Miescher ceci est précisement le moyen le plus propice pour séparer le noyau du protoplasme, moyen qui permet aussi à cet A. l'extraction de l'acide nucleinique.

Balantidium. Ici en effet la digestion des corpuscules rouges englobés étant accomplie ou presque, des vacuoles de plus en plus nombreuses se rencontrent dans la partie postérieure de l'animal. En suite ces vacuoles commencent peu à peu à disparaître pour montrer en fin, à leur place, une vacuole contractile pouvant se mettre en communication avec l'extérieur, au moyen d'un cytopige. En certains cas cette vacuolisation gagne un aspect bien caractéristique. On aperçoit, alors, autour de macronucleus une sphère vaculaire qui envoie des protubérances latérales parfois même vers la région antérieure du cytoplasme. De cette façon la formation prend tout l'aspect d'un organe excrétoire très semblable à celui que METCALF (19) vient tout récemment de décrire chez les Opalinae. On reste sous la même impression lorsque le bourgeonnement de l'aire vaculaire se tourne vers la région postérieure de l'animal. On doit attribuer cependant à cette vacuolisation une signification tout à fait différente (voir plus haut) à celle d'un simple organe excréteur. Très fréquemment en outre la vacuolisation sè présente indépendante de l'appareil nucléaire, en se montrant sous forme d'une grande vacuole logée dans la partie postérieure de l'endoplasme, plus ou moins en derrière le macronucleus. Cette grande vacuole résulte de la fusion des vacuoles à fèces contigues à l'appareil nucléaire. Il arrive aussi, bien que rarement, de remarquer une semblable vacuole bordée par une petite membrane qui la sépare du reste de l'endoplasme, de la même façon que les tonoplastes des cellules végétales. On vient d'indiquer ce détail dans la fig. 5 reportée au texte. La présence peu fréquente de la vacuole en question me pousse à faire ici quelques considérations de caractère morphologique. BÜTSCHLI, et après lui tous les auteurs, qui se sont occupés de la description du genre *Balantidium* et de l'espèce *Bal. entozoon*, admettent l'existence de deux vacuoles pulsatiles, l'une desquelles logée dans le voisinage du noyau. Or de ce qu'on vient d'exposer il me semble suffisament démontré, que cette vacuole fait sa première apparition à un moment déterminé de la fonction digestive de l'Infusoire, et qu'elle résulte, en outre de la fusion entre elles de toutes les vacuoles à fèces répandues dans l'endoplasme. Même PIO MINGAZZINI (20), il faut le dire, dans son traité de Zoologie médicale, fait allusion à l'inconstance de cette vacuole pulsatile, mais il n'a point tâché, de nous laisser l'explication exacte du fait. Or, qu'une semblable vacuole soit l'une des deux vacuoles pulsatiles de l'Infusoire, démontre le détail déjà remarqué, qu'elle est parfois limitée par une membrane mince qui la rend également capable de mouvements rythmiques.

La fig. 5 du texte, citée plus haut, nous montre précisément cette vacuole en activité pulsatoire. Un fait important à noter, pour mieux comprendre la physiologie de la vacuole, est que la petite membrane limitante, dont elle est pourvue, se forme au dernier moment de la fonction de défécation. Le matériel fécal, nuisible ou du moins inutile pour l'endoplasme, doit être séparé de celui-ci. A cela sert assez bien la petite membrane en question qui ne laisse se produire aucun échange osmotique entre le matériel de défécation et l'endoplasme environnant. C'est pourquoi nous avons comparé la vacuole pulsante aux tonoplastes des cellules des végétaux. On sait que les tonoplastes sont pourvus d'une petite membrane limitant d'ordinaire la vacuole. On sait en outre que cette membrane oppose une résistance considérable aux réactifs, considérant qu'une solution à 10 p. 100 de salpêtre, capable de tuer le cytoplasme, n'exerce sur elle aucune action déstructrive (STRASSBURGER). D'après les études de PFEFFER une semblable membrane serait constituée par plusieurs enveloppes. On connaît aussi que c'est au sein de ces vacuoles, dites tonoplastes, que se déposent les produits latéraux de l'échange organique, quelques uns desquels, par exemple l'acide oxalique et mieux encore ses composés (oxalate de calcium ou de potassium) sont assez venimeux pour le cytoplasme. Celui-ci cependant est mis à l'abri de leur fâcheuse influence par la petite membrane très résistante du tonoplaste. A tout cela on ajoute que, pour que la pulsation de la vacuole soit possible elle doit y avoir une membrane pulsante. En effet les vacuoles alimentaires, de même que les premières vacuoles à fèces, qui en sont dépourvues, ne sont pas contractiles.

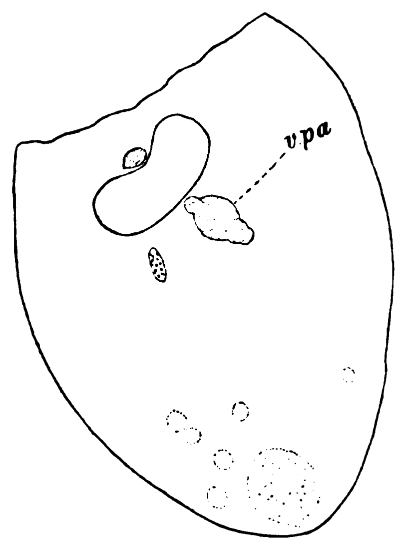


Fig. 5. Fixat.: Subl. Color.: hémat. EHRLICH, éosine. Schématique pour montrer la vacuole pulsatile antérieure *vpa*. ZEISS oc. comp. 4, ob. imm. om.

La vacuole pulsante antérieure, dont nous nous sommes suffisamment occupés, disparaît tout à fait, après avoir versé son contenu

dans la vacuole postérieure,[1]) et nous devons considérer en phase de repos ces *Balantidium* qui ne présentent plus ni vacuoles alimentaires, ni vacuoles à fèces, ni la vacuole contractile antérieure.

En conséquence du phénomène digestif, l'endoplasme s'enrichit de matériaux d'assimilation, qui sont bien visibles à l'aide de fixateurs osmiques, tels que les liquides d'HERMANN ou de BENDA, ou seulement après l'usage du sublimé-alcool. Ces matériaux sont représentés par des globules de dimension plus ou moins considérable, qui noircissent suffisamment avec l'hématoxyline. On les rencontre en grand nombre près de l'appareil nucléaire, mais ils sont répandus aussi dans tout le reste de l'endoplasme comme cela a été illustré dans la fig. 6 du texte. Je n'ai pas cru utile de m'arrêter davantage sur l'étude de ces matériaux, qui ne présentent, du reste, rien de caractéristique. Toutefois il est bon de rappeler que, d'après la méthode combinée BENDA-VAN DER STRICHT, outre à ces élements, on peut bien mettre en évidence de véritables chromidies, parce qu'ils sont renfermés chacun dans une petite vacuole endoplasmique. De ceci nous nous occuperons avec diffusion dans le chapitre suivant.

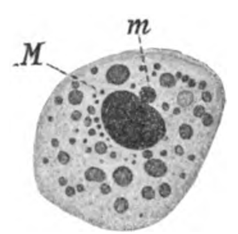


Fig. 6. Fixat.: Subl. alc. acid. Color.: hémat. ferr. Coupe de *Bal. entozoon* montrant les matériaux d'assimilation. ZEISS oc. comp. 4, ob. imm. om.

Les faits rassemblés au cours de mes observations dans la seconde partie de ce travail ne laissent aucun doute sur la présence de deux enzymes retrouvables à l'intérieur du corps de l'infusoire parasite. L'un, apte plus spécialement à la digestion des substances protéiques (strome de l'érytrocyte) est produit au sein de l'endoplasme, l'autre, élaboré par le macronucleus, est capable de digérer au contraire le noyau du corpuscule rouge. Ici donc nous nous trouvons en présence de deux enzymes qui, ayant la propriété de digérer l'érytrocyte, peuvent par conséquent acquérir la dénomination commune d'érytrocitase, par analogie à cet enzyme des phagocytes, la cytase, qui provoque à l'intérieur de ceux-ci, la destruction de beaucoup de cellules. Cependant le premier par ses qualités digestives à contenu peptique serait mieux nommé érytroplasmase;

[1] Je n'ai, cependant, pu suivre la façon dont cet épanchement se produit dans la vacuole postérieure.

le second à cause de ses propriétés tryptiques mériterait l'appellatif d'érytronucléase. Seul l'érytroplasmase répondrait en partie à l'enzyme dont on soupçonne la présence ches les Infusoires.

Quelque peu que nous essayions de reconnaître les caractères physico-chimiques par lesquels les deux enzymes diffèrent entre eux, nous nous heurterons à des difficultés véritablement insurmontables. Néanmoins un fait certainement positif ressort de ce qu'on vient d'exposer par égard aux caractères des deux enzymes; savoir, que l'érytronucléase jouit d'un pouvoir catalisateur plus énergique que celui de l'érytroplasmase. Elle digère en effet, outre que le noyau entier de l'érytrocyte, des parcelles de strome corpusculaire, et ces dernières même plus rapidement que celles que leur digestion rencontre au sein de l'enzyme endoplasmique. Un autre fait ressort aussi du précédent, à vouloir suivre l'hypothèse géniale d'Arrhenius (4), c'est-à-dire que si l'action des deux enzymes eut lieu dans une solution acide, celle de l'érytronucléase devrait être de beaucoup plus diluée que celle de l'érytroplasmase.

La différence entre les deux enzymes se borne-t-elle cependant à cette diverse intensité de l'action catalisatrice, ou plutôt consiste-elle dans les propriétés spécifiques de leur constitution chimique? En d'autres termes est-elle seulement quantitative ou bien qualitative? Quant à moi, il me semble qu'une différence qualitative entre les deux enzymes doit réellement exister, si l'on observe que l'érytronucléase est capable de provoquer la digestion du noyau corpusculaire; tandis que l'érytroplasmase porte son action sur le strome et sur une partie seulement de ce dernier. En quoi consiste cette différence? Quel est le motif pour lequel le pouvoir catalisateur de l'érytronucléase est si énergique, et jusqu'à quel point cette dernière devrait être considérée comme un enzyme pur? Voilà des questions très difficiles de physio-chimique, et qui regardent ceux qui cultivent la Physiologie chimique. Je suis maintenant heureux de les leur avoir indiquées.

Rôle du macronucleus chez le *Bal. entozoon* et chez les autres Infusoires.

Dans un assez beau travail de critique sur le dualisme nucléaire chez les Infusoires, Paolo Enriques (10), tout en exposant sa propre manière de voir, d'après laquelle le macronucleus serait homologable

a l'ergastoplasme de la cellule des Métazoaires, fait aussi un exposé minutieux des théories jusqu'à présent connues pour expliquer la signification du macronucleus. Cet auteur pour confirmer l'homologie qu'il vient de faire, attribue au macronucleus des Infusoires une influence nutritive spéciale, mais il lui semble que les notes ramassées à cet égard pendant les dernières années, par les différents observateurs, ont peu contribué à le démontrer. Ainsi, par exemple, l'existence d'un espace périnucléaire autour du macronucleus, n'indiquerait pas, d'après lui, un phénomène actif d'échange entre cet organite et l'endoplasme puisque le micronucleus même en est pourvu. On reviendra plus tard sur ce détail qui pourra être mieux illustré par les présentes recherches. Preuves peu suffisantes seraient aussi l'origine macronucléaire des trycocystes remarquée par Mitrophanov (1905) chez les Paramecies; l'émission de granules de part du macronucleus décrite, quoique non figurée, par Conte et Vaney (1902), et la division des macrosomes chromatiques du macronucleus indépendamment de toute division nucléaire que vient de nous indiquer Fauré-Fremiet (1905).[1]) A ces notices l'A. ajoute celle vraiment importante d'une fragmentation du macronucleus, indépendamment de la scission nucléaire et pour un but éminemment nutritif, remarquée par M. le Prof. A. Russo et le Dr. S. Dimauro chez le *Cryptochilum echini* Maup. (24).

J'aurai occasion de m'occuper, au cours de ce chapitre, de cette façon de se nourrir de l'Infusoire. Avant d'en venir à mes observations à ce sujet, je me permets une critique sur l'hypothèse avancée par Enriques, soutenu par mes propres études sur le *Bal. entozoon* et par la méthode de Benda-van der Stricht. D'après cette méthode notre Infusoire montre, à l'intérieur de l'endoplasme, des granules très petits qui d'ordinaire se trouvent logés chacun dans une vacuole spéciale (voir à ce régard la fig. 7 du texte). Ces granules, grâce à la spécificité de la méthode employée pour les mettre en évidence, doivent être rétenus comme des mithocondres, ou, tout au plus, comme des chromidies, si l'on observe que cette dénomination est plus

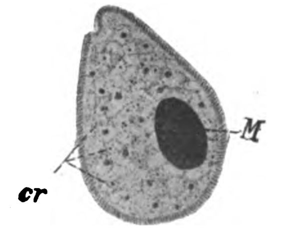


Fig. 7. Fixat.: liqu. Benda. Color.: hémat. ferr. Coupe de *Bal. entozoon* montrant les chromidies (*cr*) à l'intérieur de l'endoplasme. Zeiss oc. comp. 4, ob. imm. om.

[1]) Tous ces Aa. ont été cités par Enriques, dans le travail qu'on vient de mentionner.

spécialement indiquée pour signifier ces particulières formations ergastoplasmiques qu'on rencontre parfois chez les Protozoaires. J'ai dit ergastoplasmiques, parce que les Cytologues et les Protistologues sont d'accord de les considérer comme de vrais représentants de l'ergastoplasme. Ces chromidies répondent seulement en partie, aux granulations visibles après l'emploi d'autres méthodes, comme p. ex. celle de Heidenhain, au moyen de laquelle on aperçoit dans l'endoplasme des granules plus ou moins grossis, qui ne sont jamais renfermés par des vacuoles. Ce genre de granules constitue, c'est évident, le matériel d'assimilation de l'animal. Maintenant il importe de remarquer qu'aucun auteur n'a jusqu'à ce moment manipulés les Infusoires avec la méthode de Benda, et que les granulations que je viens ainsi d'observer dans leur corps cytoplasmique n'ont pas été retrouvés avant. Cela justifie en partie la manière de voir de P. Enriques. On est obligé cependant de faire cette remarque à cet auteur dont l'opinion, du reste, est digne de la plus grande considération; mais ceci est évident d'après le détail morphologique qu'on à décrit plus haut. Si, j'observe, l'ergastoplasme est répresenté chez les Infusoires (comme cela arrive chez le *Balantidium*) par des formations chromidiales propres, toute homologie entre le macronucleus de ces Protozoaires, d'une côté, et l'ergastoplasme des cellules des animaux supérieurs de l'autre, cesse d'avoir lieu, au moins jusqu'à ce qu'on n'aura pu démontrer que ces formations proviennent de la décomposition du macronucleus. Enriques en outre, dans son article, n'a donné, il me semble, sa juste valeur, n'y faisant même pas allusion, à un détail cytologique mis en évidence par Russo e Dimauro (22) en considération duquel, cependant, il aurait été plus prudent dans la conception de son hypothèse. D'après ces Aa. on observe dans la partie postérieure du corps de *Cryptochilum* un réseau colorable par les réactifs du macronucleus, qu'ils comparent au réseau chromidiale d'Hertwig, et même d'autres corpuscules homologeables aussi à des chromidies. Or ces formations, qui peuvent mieux être rapportées à l'ergastoplasme, ne nous permettent pas de référer à ce dernier le macronucleus de l'Infusoire, à moins que, je le repète, on ne réussisse point de démontrer l'origine macronucléaire des différenciations cytoplasmiques en question. Mais, à vrai dire, on ne parle p o i n t d'une telle origine dans aucune partie de la note citée.

Ni aurait été à l'appui de l'hypothèse d'Enriques le report étudié par Caullery et Mesnil (6) chez le *Foettingeria actiniarum*, un infusoire parasite des anémones de mer. Dans le corps cellulaire

de cet infusoire on retrouve un curieux appareil nucléaire qui ne se constitue point, comme cela arrive d'ordinaire, par le macro- et le micronucleus, mais par un réseau nucléaire plongé dans une zone périphérique du protoplasme et enveloppant de cette façon tout le corps de l'animal. Le long de ce réseau sont logés les granules chromatiques et les auteurs se demandent si la soi disante substance nucléaire diffuse, qu'on rencontre chez les bactéries ne doive être rapportée à un noyau de ce genre, lorsqu'on réussit à découvrir un mince réseau qui la renferme, et qu'on n'a pu jusqu'à présent bien mettre en évidence. Cette conclusion est vraiment importante, mais elle ne sert point à notre assertion. J'aime à rélever, ici, que chez le *Foettingeria* tout organite homologue du macronucleus fait entièrement défaut, à moins qu'on ne veuille considérer comme tel, tout le strome nucléaire que renferme dans ses vacuoles les granules de chromatine. S'il en était ainsi, cependant, on devrait considérer comme macronucleus tout l'endoplasme de *Balantidium* qui renferme les chromidies dans les réspectifs vacuoles, seul que le parasite en question est pourvu d'un typique et gros macronucleus. Aussi chez les Opalinae, dont le noyau a été étudié par Loewenthal (17), nous aurions quelque chose qui représente l'ergastoplasme indépendamment de l'apparat nucléaire, c'est à dire, les chromidies, et pour cette cause nous nous trouvons dans l'impossibilité de rapporter le macronucleus à l'ergastoplasme. D'autant plus que micro- et macronucleus, d'après les recherches de Loewenthal, qu'on vient de citer, sont liés en rapports très intimes et le premier se différencie du second, au rebours de ce qui a lieu chez tous les autres Infusoires. Dans ces conditions, il nous serait impossible, on le voit, de pouvoir suivre le raisonnement de Enriques pour approcher le macronucleus de l'ergastoplasme. Sans nous arrêter davantage à cet argument, nous concluons en disant qu'il faudrait des recherches ultérieures pour mieux confirmer ou pour abandonner complêtement l'opinion de l'auteur italien. Quant à moi, cette assertion bien que séduisante, il faut l'avouer, ne me semble avoir que la valeur d'une simple hypothèse assez discutable.

Revenons maintenant au point de départ, c'est à dire à la signification nutritive accordée par les Aa. au macronucleus afin de la fortifier davantage. Je ne sais pourquoi l'espace périnucléaire, qu'on invoque toujours comme meilleure épreuve pour la démonstration des échanges nutritifs qui se produisent entre le protoplasme et le noyau et qu'on a observé dans presque toutes les cellules des animaux, aussi par exemple dans les Protozoaires (7), dans l'ovocyte (11),

et même dans la cellule nerveuse, doit sembler insuffisante à Enriques pour qu'il pût accorder un rôle nutritif au macronucleus. Pas davantage ne me semble valide l'argument pour nier ce rôle, le fait que le micronucleus est parfois entouré par un espace périnucléaire comme si, entre cet organite et le cytoplasme, ne doivent pas exister des rapports de nature nutritive. En tous les cas il résulte, à la suite de mes observations, que l'espace périnucléaire, lorsqu'on le rencontre, est unique et il entoure complètement l'appareil nucléaire. Le micronucleus, qui loge dans l'anse du fer à cheval du macronucleus ou dans la partie concave du même, est compris dans une telle vacuole, cette dernière, par ce qu'elle entoure complètement le macronucleus, doit contracter avec ce dernier les rapports les plus intimes. Un fait semblable a été étudié et décrit tout récemment par Metcalf (l. c.) chez l'*Opalina dimidiata*, dont le noyau est toujours renfermé par une vacuole. Ici la vacuole entre à son tour en relation avec les autres, qui existent dans le cytoplasme, en y constituant, dans l'ensemble, un vrai appareil excréteur. Dans ce cas il est probable, comme pense l'A., que les rapports contractés entre le noyau et la vacuole qui le renferme soient de nature éxcrétrice. Ne sont pas de la même nature, cependant, ceux qui s'echangent chez le *Bal. entozoon* entre le macronucleus et le cytoplasme environnant où en plus ils jouent un rôle éminemment nutritif. Comme nous l'avons diffusément exposé au cours de ce travail, c'est précisément dans le voisinage du macronucleus que se produit toujours la digestion du noyau de l'érytrocyte et parfois aussi celle des granules de strome corpusculaire qui n'avaient pas été digérées par l'enzyme endoplasmique. Il serait donc simplement absurde de vouloir refuser au macronucleus une action digestive remarquable. Quant à moi, il me semble que l'hémophagie, telle qu'on vient de l'étudier et de la décrire chez le *Bal. entozoon*, nous met en situation assez avantageuse pour bien évaluer le rôle prépondérant joué par le macronucleus, dans la fonction nutritive, grâce à la spécificité de son action. En ce cas on peut dire d'être arrivé à cette conclusion des conditions nourricières que Enriques justement déplorait de ne retrouver dans aucune des recherches dirigées vers l'analyse et la signification du macronucleus.

Maintenant examinons de plus près le phénomène de la fragmentation macronucléaire. Ce phénomène a été bien étudié par Issel (14) par Stein[1]) et tout récemment par Russo et Dimauro (24).

[1]) Cité par Issel.

Des théories exprimés pour l'expliquer, je m'attache de préférence à celle des deux derniers Aa. car je la crois la plus digne de considération. D'après cette théorie „il macronucleo si frammenta per nutrire la cellula e darle quei poteri fisiologici che non può ricevere dall' esterno, rendendola atta ad ulteriori scissioni". Il est certain en effet, que dans le corps du *Cryptochilum echini* les matériaux nutritifs sont assez peu représentés, mes propres recherches au moyen de préparations obtenues avec le fixateur d'Hermann ou de Caleotti me l'ont demontré. Pour cette raison, chaque fois que l'Infusoire doit accomplir un travail intensif, il recourt à ce mode tout spécial d'autophagie. Par contre, lorsque la nourriture de l'Infusoire est très abondante, et lorsque cette nourriture est donnée par des substances éminemment plastiques, comme c'est précisement le cas pour le *Balantidium* qui se nourrit d'érytrocytes, alors la fragmentation du macronucleus ne se produit à aucune époque de son existence. Il faudrait peut-être envisager la question à ce nouveau point de vue et pousser les recherches dans ce sens, examinant si les Infusoires chez lesquels d'habitude n'a pas lieu la fragmentation macronucléaire, nous la feraient voir, après le jeûne ou en d'autres conditions défavorables à l'existence. Il faudrait aussi constater si le phénomène cesse d'avoir lieu même chez les Infusoires qui normalement le présentent, lorsque ils sont assujettis à des conditions de nourriture toutes spéciales. Quoi qu'il en soit, le phénomène de la fragmentation se prête assez bien pour expliquer une opinion sur la signification de l'organe en question, opinion dont nous nous occuperons à la suite.

En attendant on peut conclure, d'après ce qu'on vient d'exposer, que le macronucleus constitue une partie intégrante de l'appareil nucléaire. En outre il est employé pour les phénomènes digestifs, tandis que le micronucleus est plus spécialement désigné à ceux de la reproduction. Il est aisé de concevoir, que le dualisme nucléaire des Infusoires est produit par la grande intensité, avec laquelle s'accomplissent les deux fonctions, en particulier, celle de la nutrition. Cela en vue de l'actif échange qu'on y rencontre et qui trouve son explication dans la différence très prononcée des organes de préhension et de digestion. En effet chez tous les autres Protozoaires et dans la cellule des Métazoaires, ces doubles fonctions sont accomplies par un seul noyau. Il pourrait même se faire que les chromidies (ergastoplasme) provinssent du macronucleus, mais cela ne suffit point pour attribuer à ce dernier toute la signification de l'ergastoplasme. De cette façon, on devrait aussi rapporter à des formations

ergastoplasmiques le noyau des cellules glandulaires les plus variées, seulement pour le fait que beaucoup de ces formations se produisent sous son influence ou même dans son intérieur. Ainsi je suis arrivé, quoique par une voie différente, à la géniale conception de mon maître, le Prof. A. Russo d'après laquelle „per analogia con quanto si osserva nelle cellule sessuali dei Metazoi, nel micronucleo ha sede il plasma germinale, nel macronucleo invece quello somatico o istogeno“.[1])

Cependant j'expliquerai mieux une telle homologie, en m'éloignant un peu de l'opinion susdite. Je considère, virtuellement au moins, l'Infusoire, comme s'il était constitué de deux cellules qui conservent distincts seulement les noyaux, savoir une cellule somatique ou nutritive, in sensu lato, ayant pour noyau le macronucleus, une autre cellule germinale ou réproductrice dont le noyau serait donné par le micronucleus.[2]) Cette analogie me semble préférable, car nous ne pourrions, à vrai dire, considérer comme plasma somatique ou histogène les corps chromatiques, les noyaux vitellins et toutes ces formations qui proviennent de la cellule sexuelle. S'il en était ainsi, on devrait même assigner la valeur de plasma somatique, se différenciant du plasma germinal, à tous ces matériaux de sécrétion que produit le noyau des cellules glandulaires et qui, d'après Prenant, sont entièrement homologables aux formations élaborées par la vésicule germinative. Mais, on le sait, la cellule glandulaire s'est d'elle-même grandement évoluée dans le sens somatique. De même que le soma dérive du germe, de même, l'a justement fait observer Paolo Enriques, le macronucleus provient de micronucleus. Tout cas ou la séparation des deux plasmes n'est pas complète on doit l'expliquer comme étant moins différencié par rapport à ce qu'arrive normalement. C'est ainsi que nous pouvons bien comprendre l'unité nucléaire qu'on rencontre chez plusieurs Infusoires parasites tels que le genres *Opalina* et *Foettingeria*, car le parasitisme, d'après une lois fondamentale de la biologie, représente toujours un arrêt dans le développement. Le noyau de la cellule reproductrice, c'est à dire le micronucleus, vit en état latent jusqu'à ce pour le moins que n'intervienne la phase de la reproduction. Cet état est bien caracterisé par l'atrophie, la

[1]) La même hypothèse a été soutenue par Keysselitz dans un article „Studien über Protozoen“ qui vient de paraître tout à fait récemment sur les pages de cet Archiv (Bd. XI, Heft 2—3). L'A. cependant a cru inutile la citation du travail de Russo, même à titre bibliographique!

[2]) Nous nous trouvons donc en présence de deux énergides cellulaires, au moins, parfaitement distincts.

décoloration, et même par la grande proximité du micronucleus par égard au macronucleus. Mais lorsque le parasite s'approche du moment de la reproduction, le micronucleus gagne le dessus, il s'éloigne du macronucleus, pendant qu'il se colore de plus en plus, il grossit, il se partage enfin plusieurs fois. Par contre le macronucleus, remarquable en dimension et hyperchromatique pendant la vie végétative de l'Infusoire, se réduit, même il disparait à l'heure de la reproduction (fragmentation de conjonction). L'existence d'un enzyme macronucléaire nous indique en outre comment le macronucleus s'est grandement différencié dans le sens somatique, ou pour mieux dire, dans le sens glandulaire de la cellule qui lui est propre. De cette façon l'état florissant des noyaux se trouve toujours en rapport direct avec la supériorité des fonctions de leurs cellules. Pour soutenir cette manière de voir je reporte ici quelque exemple enlevé à la biologie des cellules sexuelles des organismes supérieurs. Le cas plus simple de la différenciation de la cellule embryonnaire en soma et en germe, qui en même temps nous démontre comment le premier sert à la nutrition du second, on le rencontre dans l'observation faite par Korschelt chez certains Anellides (*Ophryotrocha*). Ici en effet, de la cellule germinale dérivent l'ovocyte et une cellule nourricière qui, d'abord plus volumineuse que la cellule sexuelle, se réduit peu à peu en dimension, pendant que cette dernière accomplit sa maturation. Enfin elle disparaît entièrement. Cas plus compliqués sont ceux dans lesquels les cellules nourricières se rencontrent en nombre considérable, et plus compliqués encore ces autres qui présentent les cellules folliculaires avalées par l'ovocyte en voie de maturation. Tous ces cas, rentrent, on le voit, dans une même catégorie de faits. Parmi les végétaux un destin semblable, par exemple, subit le noyau végétatif du grain pollinique en voie de germination, tandis que le noyau germinatif se partage pour se préparer à la fécondation. Or, un sens pareil, doit aussi être assigné à la fragmentation du macronucleus qui a lieu pendant la conjonction. Celle ci en effet, a été justement comparée à la maturation et à la fécondation, telles qu'on les connait chez les Métazoaires et les Métaphytes. En outre le procès d'origine des deux éléments, à bien faire attention, s'accomplit absolument de la même façon. D'après les belles recherches de Russo et Dimauro (23) on voit, en effet, que chaque Infusoire présente à la suite de la conjonction, et à l'intérieur du vieux corps de l'animal, une cellule nouvelle, donnée par un amas de protoplasme granuleux qui environne le micronucleus, jusqu'à ce moment indistinct du macronucleus. De cette cellule, que

je n'hésite pas d'appeler germinale, se sépare plus tard le noyau de la cellule somatique, c'est à dire, le macronucleus. D'ici pour arriver à deux cellules vraies et propres, comme cela est dans le cas qu'on vient d'examiner, le chemin est plus court de ce que semblerait d'après les apparences.[1]) A ce point on doit même ajouter, car nous nous trouvons à parler d'éléments sexuels, une dernière considération qui cessera de paraître spéculative, j'en suis sûr, en examinant bien les faits jusqu'à ce moment exposés et les connaissances scientifiques qu'on possède à cet égard. Nous savons que pendant l'ovogenèse se trouve presque toujours intercalé ce stade que Moore décrit sous le nom de synapsis et qui se caractérise par un entassement de la chromatine de l'oogone dans un pôle de noyau de cette dernière, tandis que l'autre pôle renferme seulement la chromatine réticulaire. Puisque l'oogone s'est partagée une ou plusieurs fois (divisions différentielles) la partie chromatique amassée constitue le noyau de l'ovocyte, tandis que la réticulaire forme celui de la première cellule nourricière. A l'aide d'une telle division différentielle la chromatine, suivant les considérations de Weismann, réussit à se défaire de certains éléments héréditaires qui constituiraient le plasma somatique. De cette façon la voie germinale devient de plus en plus purifiée. Un phénomène assez semblable se produit chez les Infusoires. Ici, en effet, après un nombre déterminé de divisions nucléaires, on parvient enfin à la constitution de deux noyaux définitifs. Précisément, la partie compacte de l'appareil nucléaire, constitue d'habitude le micronucleus, c'est à dire la portion germinale par excellence. Cela arrive soit que nous ayons à faire à un seul noyau, où la distinction est typique;[2]) soit qu'il y ait réellement une binucléarité, où le procès d'évolutions, s'est produit jusqu'à la séparation des deux parties. Tandis qu'en effet le micronucleus présente, d'après l'emploi de certains réactifs, une surprenante homogénéité de coloration particulièrement pendant la période végétative ou de repos, le macronucleus, au contraire, pourrait bien nous indiquer la partie réticulaire, le noyau de la cellule nourricière, c'est

---

[1]) Pendant la correction des épreuves je viens de lire un travail de M. le Prof. E. Giglio Tos "Sull' interpretazione morfologica e fisiologica degli Infusorii", travail paru tout à fait récemment dans le Biologica (Vol. II No. 3, 1908) et je suis heureux d'y retrouver quelques conclusions auxquelles je suis parvenu indépendemment de l'A. cité.

[2]) Je me rappelle, à cet effet, du noyau des *Opalinae* dans lequel, d'après Loewenthal, le micronucleus est donné par un amas chromatique se différenciant du reste de la chromatine en un moment proche de la reproduction.

à dire, de la cellule somatique. En réalité sa structure est réticulaire comme nous l'apprennent les auteurs[1]) et comme j'ai pu observer par moi-même après la fixation d'HERMANN et subséquente coloration à l'hématoxiline ferrique (v. fig. 7 de la Planche). C'est ainsi que thésaurisant les faits connus, nous avons pu homologuer le dualisme nucléaire de l'Infusoire au noyau de l'ovocyte considéré dans la phase ovogenétique de synapsis ou à un moment immédiatement postérieur, savoir lorsque le noyau de la cellule sexuelle se sépare de celui de la cellule nourricière.

Le procédé fonctionnel des deux noyaux de l'Infusoire, tel que je l'ai fait connaître au cours de mon travail, confirme la différenciation morphologique et ma concession fondée sur celle qui a été précédement exprimée par M. le Prof. RUSSO. Même la fonctionnement propre à chacun des deux organites pendant les deux modalités diverses de reproduction qu'on rencontre, de règle, chez les Infusoires, fortifie notre manière de voir. Pendant la scission, en effet, macro- et micronucleus se conduisent de la même façon, ce qui ne devrait pas arriver, si le macronucleus constitua une simple formation ergastoplasmique. La répartition de l'ergastoplasme dans le corps des deux cellules filles provenant de la division d'une cellule mère, c'est un phénomène entièrement passif. En d'autres termes l'ergastoplasme reste dans le protoplasme qui le renfermait avant le procès de dédoublement cellulaire, de la même façon qu'un champ de blé partagé par une haie, continuairait à montrer dans les deux compartiments ainsi résultants la semaille susdite.

A bien faire attention, la reproduction des Infusoires à l'aide de la scission, a la même portée que la gemmation ou les procès regéneratifs qui se produisent chez les Métazoaires constituant autant de moyens de conservation individuelle connus encore sous le titre de reproduction végétative.

Même dans ces procès en effet, ce sont les cellules somatiques qui se partagent de la même manière que se divise le macronucleus des Infusoires au moment de la scission. La mitose qui a lieu dans le premier de ces cas nous indique seulement un mode d'évolution plus avancé de la cytodierèse. Mais lorsque ce pouvoir reproducteur individuel ou agame de l'organisme s'est épuisé, soit qu'on poursuit la théorie de la renaissance, soit qu'on veuille, avec ENRIQUES,

[1]) „Il est muni d'une parois et contient une substance d'apparence homogène dans laquelle, cependant, on arrive à découvrir une vague indication d'un réseau chromatique et de granulations plongées dans une substance colorable.“ J. DELAGE et E. HEROUARD, Traité de Zool. concrète.



reconnaître dans le milieu une cause perturbatrice de la scission, alors survient la conjugation qui représente toujours le moyen plus approprié pour la conservation de l'espèce. Alors, comme cela arrive chez tous les autres organismes vivants, même la cellule germinale de l'Infusoire, le micronucleus, gagne le dessus, par égard à la cellule somatique, le macronucleus. Celui-ci d'abord inactif se destruit plus tard afin de nourrir le premier pendant le travail intensif qu'il accomplit. Tout cela, s'accorde parfaitement avec la première partie d'une conclusion de vom Rath[1]) »La division directe ne se produit que dans les cellules, qui. par suite de spécialisation particulière président à une fonction intensive d'assimilation, de sécretion ou d'excrétion . . .« Ceci est précisément le cas des Infusoires, chez lesquels la division directe pourrait être continuée même à l'infini, d'après de récentes et ingénieuses recherches de P. Enriques, s'il n'y avait une action perturbatrice de l'ambiant. En résumé si le raisonnement que je viens de faire est exact et si, ce que plus importe, il est fortifié par des faits indiscutables, nous trouverons justifiée complètement, quoique par une voie toute différente, la géniale hypothèse de Heidenhain, suivant laquelle Métazoaires et Métaphytes proviendraient des Infusoires ciliés.[2])

Institut de Zoologie et d'Anatomie comparée dirégé par M. le Prof. A. Russo, Catane. 3 Août, 1908.

Index bibliographique.

1) Askanazy, M. (1905): Pathogene Bedeutung des Balantidium coli. Wien. med. Wochenschr. Bd. 53.

2) Bezzenberger, E. (1903): Über Infusorien aus asiatischen Anuren. Arch. f. Protistenk. Bd. 3 Heft 2.

3) Bottazzi, F. (1900): Chimica fisiologica. 2 vol. Milano Soc. Ed. libraria.

4) — (1906): Principii di fisiologia. Vol. 1° (Elementi di chimica fisica), id. id.

---

[1]) Cité par Brouine et reporté par Bouin et Prenant: Traité d'Histologie T. 1, pag. 765.

[2]) En ce chapitre je n'ai pas cru devoir m'occuper d'un travail assez récent des Mm. Hartmann et Prowazek "Blepharoplast, centrosom und caryosom", soit parce qu'en ce travail, bien que très analytique on n'a point examiné de près la classe des Infusoires, soit parce que les organites, sur la présence desquels les Aa. fondent leur théorie de la binuclearité cellulaire, font absolument défaut parmi les organismes en question.

5) Bütschli, O. (1883—87): Protozoa. 1 Bd. der Klassen und Ordnungen des Tierreichs H. G. Bronn's. Leipzig (C. F. Winter).
6) Caullery, M. et Mesnil, F. (1903): Sur la structure nucléaire d'un Infusoire parasite des Attinies. C. R. Séanc. Soc. de Biol. T. IV.
7) Comes, S. (1907): Untersuchungen über den Chromidialapparat der Gregarinen. Arch. f. Protistenk. Bd. 10 Heft 2—3.
8) Delage, J. et Hérouard, E. (1896): Traité de Zoologie concrète. T. 1. Paris (Schleicher, Éd.).
9) Enriques, P. (1902): Ricerche osmotiche sugli Infusorii. R. C. R. Acc. Lincei Vol. XI 1° Sem. Ser. V fasc. 8—9.
10) — (1907): Il dualismo nucleare negli Infusorii. Biologica An. 1 N. 17 Torino.
11) Giardina, A. (1906): Sull' existenza d'una zona plasmatica perinucleare e su altre questioni che vi si connettono. Giorn. Sc. Nat. ed Econ. Vol. 24 Palermo.
12) Hartmann, M. u. Prowazek, S. v. (1907): Blepharoplast, Caryosom und Centrosom. Arch. f. Protistenk. Bd. 10 Heft 2—3.
13) James, L. et Mandoul, H. (1903): Sur la propriété bactéricide du suc hélmintique. C. R. Acad. Sc. T. 139.
14) Issel, R. (1903): Ancistridi del Golfo di Napoli. Mitteil. a. d. Zool. Station zu Neapel Bd. 16 Heft 1—2.
15) Klimenko, W. (1905): Beiträge zur Pathologie des Balantidium coli. Beitr. Path. Anat. Bd. 33.
16) Kunstler, J. et Gineste, Ch. (1905): Simple remarque sur la constitution du Balantidium entozoon. C. R. Soc. Biol. Paris T. 55.
17) Loewenthal, W. (1906): Das Auftreten eines mikronucleusartigen Gebildes bei Opalina ranarum. Arch. f. Protistenk. Bd. 3 Heft 3.
18) Luciani, L. (1904): Fisiologia dell' uomo. Milano. Soc. Ed. libraria.
19) Metcalf, M. (1907): The excretory organs of Opalina. Part I a II. Arch. f. Protistenk. Bd. 10 Heft 2—3.
20) Mingazzini, P. (1898): Zoologia medica. Roma. Soc. Dante Alighieri.
21) Prenant, B., Bouin, P. et Maillard, L. (1906): Traité d'Histologie. T. 1 Cytologie générale et spéciale. Paris (Schleicher, Éd.).
22) Russo, A. e Dimauro, S. (1905): Differenziazioni citoplasmiche nel Cryptochilum echini (Maup.). Boll. Accad. Gioenia Sc. Nat. Catania Fasc. 84.
23) — — (1905): La coniugazione e il ringio-vanimento nel Cryptochilum echini (Maup.). Boll. Acad. Gioenia Sc. Nat. Catania Fasc. 85.
24) — — (1905): Frammentazione del macronucleo nel Cryptochilum echini (Maup.) e suo significato per la senescenza degl' Infusorii. Id. id. Fasc. 84.
25) Solowiew, N. (1901): Das Balantidium coli als Erreger chronischer Durchfälle. Centralbl. f. Bakteriol. ecc. Bd. 29 No. 21—22.
26) Verworn, M. (1898): Fisiologia generale. Prima versione italiana. Torino, Frat. Bocca.

Explication de la Planche.

Toutes les figures ont été dessinées ad naturam à l'aide d'un microscope Zeiss oc. 4 ob. 8 et à la chambre claire Koristka.

Lettres communes à toutes les figures.

M = macronucleus. *v* = vacuoles à fèces.
m = micronucleus. *cy* = cytostome.
st = strome corpusculaire. *v'* = vacuoles alimentaires.
n = noyau du corpuscule. *er* = érytrocyte.

Les figg. 1, 2, 3, 4 montrent des érytrocytes en différentes phases de digestion, les fig. 5, 6 représentent les derniers stades de la digestion des noyaux. Dans la fig. 7 on aperçoit la structure réticulaire du macronucleus. Les fig. 1, 2, 3, 4, 5, 6 ont été dessinées sur des préparations in toto, fixation au sublimé, coloration à l'hématoxyline et éosine; la fig. 7 d'après une préparation en coupe, fixant du liquide Hermann et colorant à l'hématoxyline-ferrique-rubine. Grossissement de la dernière figure: oc. 4 ob. imm. om.

Studien über Organisation und Biologie der *Tintinniden*.

Von

Dr. Géza Entz jun.,

Dozent an der Universität zu Budapest.

(Hierzu Tafel VIII—XXI und 2 Textfiguren.)

Inhalt.

Vorwort.

Im Jahre 1786 wurde von O. Fr. Müller in seinem bekannten Werke: „Prodromus Zoologiae Danicae“ unter dem Namen *Trichoda Inquilinus* ein marines Infusionstierchen beschrieben, für welches Schrank, als er (1803) diese chaotische Gruppe in ihre Elemente zerlegte, das Genus *Tintinnus* gründete. Seit Müller's und Schrank's Zeiten beschäftigten sich viele und namhafte Forscher mit dem Studium dieser *Ciliaten* und heute sind gegen 150 Arten und 15 Genera bekannt, welche die Familie der *Tintinniden* bilden; in Hinsicht ihrer Organisation aber läßt sich mit Bütschli auch in unseren Tagen behaupten, daß „die Untersuchung der ganzen Gruppe noch viel zu wünschen übrig läßt“ (Bütschli 18, p. 1734). Dieses ist auf zwei Ursachen zurückzuführen: erstens auf die Schwierigkeit der Beobachtung dieser sich fortwährend bewegenden, kompliziert gebauten Organismen, zweitens aber auf die Schwierigkeit der Herstellung guter Präparate, welcher ihre Zartheit und ungemein große Empfindlichkeit entgegentritt.

Um diese ungünstigen Hindernisse einigermaßen bewältigen zu können, muß man ihrem Studium Geduld und Zeit opfern.

Mit dem Bau mariner und Süßwasser-*Tintinniden* seit 1900 beschäftigt, habe ich meine Beobachtungen sowohl an lebenden Tieren, als auch an Präparaten in toto und Schnittserien gemacht. Außer der Morphologie des Protoplasmaleibes habe ich auch die morphologischen und chemischen Eigenschaften der Hülse resp. Gehäuse in Betracht gezogen; es wurde auch die Vermehrung und Conjugation, sowie die biologischen Erscheinungen, nämlich das zeitliche Auftreten, die Verbreitung und die systematische Stellung studiert.

Die Abhandlung zerfällt je nach den morphologischen, biologischen und systematischen Untersuchungen in mehrere Teile. Auch sollen jene Arten, mit welchen ich mich während meiner Studien aus dem Quarnero, dem Golfe von Neapel und dem Süßwasser beschäftigte, aufgezählt, die technischen sowie die methodischen Bemerkungen aber in einem besonderen Kapitel zusammengefaßt werden.

I. Technischer Teil.

Das Sammeln. Da die *Tintinniden* pelagische *Pro isten* sind, muß man zu ihrem Einsammeln das Planktonnetz anwenden. Sämtliche Arten sind ziemlich klein (ihre Größe schwankt zwischen 40 bis 750 μ) und demzufolge muß das benutzte Netz engmaschig sein. Die Öffnungen von Müllergaze Nr. 20 sind nach Lohmann (104, p. 21) 52—115 μ groß; die See beherbergt aber zahlreiche weit kleinere *Tintinniden*, die also durch die Maschen eines solchen Netzes durchschlüpfen; um diesem auszuweichen, empfiehlt Genannter die Filtration des Seewassers durch Filterpapier. Ich selbst habe zum Sammeln von Süßwasser-*Tintinniden* ein Sieb von Seidentaffet mit gutem Erfolg angewendet, die marinen Arten aber habe ich mir nur mit dem Hensen'schen Planktonnetz aus Müllergaze Nr. 20 verschafft. Das so gewonnene Material wurde in 2—2½ l. großen Glaszylindern aufbewahrt. Anfangs habe ich das ganze Planktonmaterial durch Seidentaffet, oder durch Papier filtriert, später hob ich die Tierchen mit einer fein ausgezogenen Pipette einzeln heraus, schließlich bin ich aber auf eine bequemere Methode geraten.[1])

Die marinen *Tintinniden* haben nämlich die „lobenswerte“ Gewohnheit, sich nach einer Weile insgesamt an der Oberfläche des Wassers zu versammeln. Ich wartete daher, bis sie hier auch angelangten, brachte sodann das Wasser mit einem Stäbchen in wirbelnde Bewegung, wodurch die Tiere, dem Strudel des Wasses folgend, in einem Haufen zusammengeschwemmt wurden und in Menge zusammen waren. Die Auswahl wurde durch ihre charakteristische Bewegung, welche einigermaßen an jene der schwimmenden *Copepoden* erinnert,

---

[1]) Das beim Sammeln kleiner Organismen übliche Zentrifugieren führte zu keinem befriedigenden Resultat, da die *Tintinniden* sich mit den im Plankton befindlichen zahllosen *Diatomeen* (*Rhizosolenia*, *Chaetoceras*) vermischten und aus der Menge derselben herausgesucht werden mußten.

erleichtert, die beträchtliche Größendifferenz (so ist z. B. *Tintinnopsis Nucula* 45—50, *Cyttarocylis Ehrenbergii* aber 200—360 μ lang) ermöglichte auch das Separieren einzelner Arten.

Nachdem 50—100 Stück in einem Uhrgläschen gesammelt waren, pflegte ich sie auf einmal zu töten und zwar derart, daß ich möglichst wenig Seewasser zurückließ, dem ich dann mindestens doppelt so viel, meist aber weit mehr fixierende Flüssigkeit zusetze.

Das Konservieren. Es ist eine äußerst schwierige Aufgabe, die *Tintinniden* in geeigneter Weise zu konservieren. Ein ganz einwandsfreies Verfahren kann ich auch heute nicht empfehlen, obgleich ich eine ganze Reihe Versuche anstellte. Ich verwendete 4-, 8- und 40 proz. Formol kalt, sowie auch im heißen Zustand, Sublimatalkohol, FLEMMING'sche starke und schwache Lösung, HERMANN-, BOUIN- und PERÉNYI'sche Flüssigkeit in verschiedenen Konzentrationen, kalt sowie auch heiß.

Zu den befriedigendsten Resultaten bin ich mit heißen Flüssigkeiten gelangt, und zwar: 1. mit Seewasser angefertigter, heißer, konzentrierter Sublimatalkohollösung; 2. mit Seewasser zur Hälfte verdünnter heißer BOUIN'scher Lösung; 3. mit heißem, konzentriertem (40 proz.) Formol; 4. mit heißem starken FLEMMING'schen Gemisch. Gute Dienste leistete auch die von FOL empfohlene, mit Seewasser angefertigte ca. 2 proz. Eisenchloridlösung. Wiederholt experimentierte ich mit tödlichen Giften so z. B. mit 1:10000 Strichnin. Ich betäubte sie mit Cocain, Nicotin, doch ohne gewünschten Erfolg. Ebenso machte ich Versuche mit Chloroformdämpfen, in der Weise, daß ich die in einem Uhrglas befindlichen *Tintinniden* mit einem anderen Uhrgläschen bedeckte, an dessen Boden ein mit Chloroform getränktes Stückchen Filterpapier angebracht war.

Obgleich durch die genannten Flüssigkeiten meine Tierchen befriedigenderweise konserviert wurden, gelang es mir dennoch nicht, alle Zellbestandteile, z. B. die im Stielfortsatz von *Cyttarocylis Ehrenbergii* befindlichen sog. Myoneme zu konservieren.

Nachdem die Tiere fixiert waren, habe ich sie, der Natur der benützten Flüssigkeit entsprechend, derart ausgewaschen, daß ich sie mit einer Pipette in ein mit Waschflüssigkeit gefülltes Uhrglas übertrug und die Flüssigkeit darin einigemal durchwühlte. Nach 10—15 Minuten setzten sich die Tierchen am Boden des Gläschens nieder. Sodann wirbelte ich sie durch Drehen des Uhrgläschens in den mittleren tiefen Teil des Gläschens und vermochte dadurch alle mit einigen Pipettenzügen in eine andere Flüssigkeit überzuführen.

Nach gründlichem Auswaschen habe ich die Tierchen meist mit Mayer'schem Hämalaun, oder mit Heidenhain'schem Eisenhämatoxylin gefärbt und in üblicher Weise in absoluten Alkohol übertragen.

Das Einbetten. Zum Einbetten habe ich das doppelte Celloidin-Paraffinverfahren angewendet, mit dessen Hilfe das Orientieren relativ leicht gelingt.[1])

Zur Celloidineinbettung verwendete ich in Äther-Alkohol gelöstes 4proz. Celloidin, dem so viel Nelkenöl beigesetzt wurde, daß das Gemisch ungefähr die Konsistenz des Honigs erreichte. Um aber die *Tintinniden* in das so zubereitete Celloidin-Nelkenölgemisch übertragen zu können, mußte man dieselben mit reinem Nelkenöl gut durchtränken. Ich wollte das Schrumpfen der Objekte vermeiden, deshalb hatte ich sie auf folgende Weise in das reine Nelkenöl übertragen. Aus dem reinen absoluten Alkohol brachte ich sie in ein Gemisch von 2 Teilen absolutem Alkohol und 1 Teil Nelkenöl. Nach 10 Minuten schöpfte ich das Gemisch ab und goß so viel reines Nelkenöl hinzu, als das ganze frühere Gemisch ausmachte, und nachdem sich beide Gemische gut vermengt hatten, schüttete ich dasselbe wieder auf die *Tintinniden.* Nach 10—15 Minuten hob ich auch diese Flüssigkeit mit der Pipette ab, so daß die *Tintinniden* abermals in sehr wenig Flüssigkeit blieben. Nunmehr teilte ich die abgehobene Flüssigkeit in 2 Teile und fügte dann einem Teil so viel reines Nelkenöl hinzu, als dieser Teil des Gemisches ausmachte; die beiden Flüssigkeiten wurden abermals gut gemengt und die Hälfte des neuen Gemisches auf die *Tintinniden* gegossen. Dies Verfahren wurde 6—8mal wiederholt, bis die Tierchen schließlich in fast reines Nelkenöl gelangten. Um diese Manipulationen bequem ausführen zu können, gab ich eine größere Menge von *Tintinniden* in eine Eprouvette von ca. 1/2 cm Durchmesser und 4—5 cm Länge und vollzog nun darin das Teilen und Umschütteln.

Aus dem reinen Nelkenöl konnten meine Objekte nun in das Nelkenöl-Celloidingemisch übertragen werden, in welchem sie auch längere Zeit aufbewahrt werden konnten ohne — wie in reinem Nelkenöl — brüchig zu werden.

Das Orientieren. Um die *Tintinniden* aus zähflüssigem Celloidin-Nelkenöl in Paraffin einbetten zu können, mußte das Gemisch erstarrt werden. Mein diesbezügliches Verfahren war zweierlei Art, je nachdem die Größe der Objekte die Orientierung ermöglichte

[1]) Dies Einbettungsverfahren ist etwas umständlich und seine Durchführung heikel. Es ist nämlich schwer, diese kleinen Objekte unter dem Präpariermikroskop so zu behandeln, daß keine Wasserdämpfe zu der Celloidinlösung kommen.

oder nicht. Wenn ich mit so winzigen Arten zu tun hatte, daß sie selbst mit Hilfe der Lupe nicht in eine zweckentsprechende Lage gebracht werden konnten, d. h. nicht zu orientieren waren, so habe ich sie sämtlich in einem Klumpen vereinigt auf einmal geschnitten und zwar mit Anwendung folgenden Handgriffes. Ich nahm einen Glasstab von ca. $^2/_3$—$^1/_2$ cm im Durchmesser und mit 1,5 cm langem, kegelförmigem spitzen Ende. Den kegelförmigen Teil übergoß ich mit einer Spur von Nelkenöl, dann hatte ich ihn wiederholt in geschmolzenes Paraffin getaucht, bis sich an der Oberfläche ein Paraffintrichter bildete, welchen ich unter Wasser mit zwei Fingern hin- und herdrehend herabzog. In den auf solche Weise gewonnenen kleinen Paraffintrichter setzte ich nun mit einer Pipette die in Celloidin-Nelkenölgemisch befindlichen *Tintinniden*, ließ sie senkrecht stehen, bis sich alle in des Trichters Spitze gesenkt hatten, was zuweilen — wenn die Arten sehr klein waren — auch 24 Stunden in Anspruch nahm. Hierauf stellte ich den Paraffintrichter ebenfalls in senkrechter Stellung in Chloroform, welches das Paraffin auflöste, den Celloidin-Nelkenölkegel aber, in dessen spitzem Ende die *Tintinniden* eng beieinander lagen, erstarren ließ.

Hatte ich aber mit genügend großen *Tintinniden* zu tun, die ich unter dem Präpariermikroskop zu orientieren vermochte, so verfuhr ich auf folgende Weise. Ich gab auf ein Deckgläschen ein Stückchen Paraffin, schmolz es über der Flamme und bildete von dem geschmolzenen Paraffin eine gleichmäßige Schicht; nach Abkühlen und Erstarren des Paraffins legte ich die *Tintinniden* unter dem Präpariermikroskop einzeln und in möglichst wenig Celloidin, alle gleich orientiert, nebeneinander. Wenn ich 4—6 Stück auf einer Platte hatte, legte ich diese in Chloroform, in welchem sich das Paraffin löste, das Celloidin aber, zu einer Lamelle erstarrt, auf der Oberfläche der Flüssigkeit schwamm, worin die orientierten *Tintinniden* als winzige Pünktchen sichtbar waren. Aus dem Chloroform gab ich die Celloidinlamelle für 12—24 Stunden in Chloroformparaffin, darauf für $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde in 60° C geschmolzenes Paraffin und bettete in üblicher Weise in Uhrgläschen oder Papierkästchen ein.

Schnitte habe ich von folgenden Arten angefertigt: *Tintinnus subulatus* Ehbrg., *Tintinnus Fraknóii* Daday, *Undella Claparèdei* Entz, *Undella hyalina* Daday, *Tintinnopsis beroidea* Stein, *Tintinnopsis ventricosa* Cl. et L., *Tintinnopsis campanula* Ehbrg., *Codonella galea* Haeckel, *Codonella orthoceras* Haeckel, *Codonella cistellula* Fol, *Cyttarocylis Ehrenbergii* Cl. et L., *Petalotricha ampulla* Fol, *Dictyocysta templum* Haeckel.



Zu Schnitten wurden einige Exemplare mit 5 μ, die meisten 2—3 μ und etliche 1 μ dünn aufgearbeitet.

Zum **Färben** verwendete ich Hämalaun-Eosin, Hämalaun-Orangegelb, das Biondi-Ehrlich'sche dreifarbige Gemisch und das Romanovszki'sche Methylenblau-Eosingemisch. Die meisten Präparate habe ich indessen mit Heidenhain'schem Eisenhämatoxylin derart gefärbt, wie es von H. N. Maier (164) genau beschrieben wurde. Allein von denjenigen der nach dieser Methode gefärbten Schnitten waren jene, welche nahe am Rande der Deckplatte lagen, im dritten Jahre nach ihrer Anfertigung bereits entfärbt.

Außer in Schnitten habe ich eine große Anzahl von *Tintinniden* in toto konserviert, teils gefärbt, teils ungefärbt, und zwar sowohl unter einem Deckplättchen in Glycerin, Canadabalsam und Glyceringelatine, als auch (*Tintinnopsis campanula, Tintinnopsis ventricosa, Cyttarocylis Ehrenbergii, Codonella lacustris*) in 70 proz. Alkohol.

Die Abbildungen. Die Abbildungen habe ich nach den Schnitten und fixierten Präparaten mit dem Abbe'schen Zeichenapparat von Zeiss angefertigt; die Habitusbilder lebender Tiere sind natürlich mit freier Hand gezeichnet.[1])

Die Entwicklung des sich neubildenden Peristoms habe ich mit der bekannten Plattenmodelliermethode plastisch dargestellt, und nach den Modellen Abbildungen verfertigt, von welchen aber hier nur eine (Taf. XV Fig. 7) reproduziert ist.

Vergrößerung. Die Figuren sind zum Teil Reichert Obj. Hom. Imm. 1/12 Comp. Oc. 4, Tubus 0 mm, d. h. in 700 facher Vergrößerung, zum Teil aber mit Zeiss Obj. Achr. Hom. Imm. 1,5 mm Apert 1,30, Comp. Oc. 6, Tubus 160 mm, d. h. in 1300 facher Vergrößerung abgebildet. Die Figuren in toto sind nach Reichert Obj. 8 Comp. Oc. 4. Tubus 160 mm, d. i. in 550 facher Vergrößerung angefertigt. Alle Figuren wurden bei der Reproduktion um $^1/_{10}$ verkleinert.

---

[1]) Von den Abbildungen sind Taf. X Fig. 2 und Taf. XI Fig. 3 u. 4 nach meinen Zeichnungen von Prof. G. Morelli in Holz geschnitten und hiernach die Clichés hergestellt worden; die auf Taf. X Fig. 2 ist in der ungarischen Ausgabe von Brehm's Tierleben erschienen, die beiden anderen waren für diese Arbeit bestimmt, die übrigen Abbildungen sind zum Teil nach Federzeichnungen, zum Teil mit Pinsel (Taf. XII) ausgeführt.

II. Das Gehäuse der *Tintinniden.*

Die *Tintinniden* bewohnen, wie allbekannt, Gehäuse. Die übliche Reihenfolge der Beschreibung befolgend, will ich zunächst die morphologischen und chemischen Eigenschaften sowie die Entstehung des Gehäuses schildern, um dann zur Beschreibung des Plasmakörpers überzugehen.

Die Form des Gehäuses. Die Form des *Tintinniden*-Gehäuses ist sehr verschieden (Taf. VIII—XIII), sie gleicht einem Kegel einer Röhre, einem gespitzten Horn, einem spiralgewundenen Kegel, einer geräumigen Amphora usw. Es gibt welche, die an beiden Enden offenen walzigen Röhren gleichen; derart sind die Gehäuse der folgenden Arten:

Tintinnus inquilinus (MÜLLER) (Taf. XIII Fig. 2),
„ *lusus undae* (ENTZ),
„ *Fraknóii* (DADAY),
„ *serratus* (KOFOID),
„ *tubulosus* (OSTENFELD),
„ *pellucidus* (CLEVE),
„ *Nordquisti* (BRANDT),
„ *Datura* (BRANDT),
„ *emarginatus* (BRANDT) (Taf. XIII Fig. 8),
Cyttarocylis (*Coxliella*) *scalarius* (BRANDT).

Die Gehäuse einiger Arten sind an beiden Enden offene Trichter, z. B. mancher Exemplare von *Cyttarocylis* (*Coxliella*) *ampla* JÖRG. (Taf. X Fig. 1).

An den Gehäusen der meisten Arten aber ist bloß das eine Ende, die Mündung, offen, das andere Ende eingezogen, geschlossen, spitz oder stumpf gerundet, oft in einen hohlen Fortsatz ausgezogen oder in einen soliden dornartigen fortgesetzt. Unter den Gehäusen sind auch solche, die aus einem Spiralband aufgebaut sind, sowie solche, deren Wandung einheitlich erscheint ohne jede Spur eines Spiralbandes; ferner sind solche, deren eine Hälfte einem Fingerhut oder Trichter gleicht mit geschlossenem Ende, wogegen die andere Hälfte aus Ringen, richtiger gesagt aus einem spiral gewundenen Band besteht. Es finden sich auch Gehäuse, die zufolge eines an der Mündung befindlichen Bandes oder durch den bandförmigen Aufbau des ganzen Gehäuses in der Längsrichtung zunehmen (wachsen) können; derart sind die Gehäuse vieler Arten von *Tintinnopsis*, so zum Beispiel:

Tintinnopsis beroidea Stein,
„ *campanula* Ehrenberg (Taf. VIII Fig. 3),
„ *subulatus* Ehrenberg,
Codonella orthoceras Haeckel (Taf. VIII Fig. 6, 13, 15, 16),
Cyttarocylis (*Coxliella*) *helix* (Cl. et L.) (Taf. XI Fig. 7, 8, 9, Taf. XII Fig. 10, 11),
Cyttarocylis Ehrenbergii (Cl. et L.) var. *Claparèdei* Daday (Taf. X Fig. 6),
Cyttarocylis annulata Daday (Taf. X Fig. 5) usw., ferner gibt es auch solche, an welchen bandförmige Zuwachsteile nicht vorhanden — zu mindest nicht bekannt — sind, z. B.:

Dictyocysta templum Haeckel (Taf. IX. Fig. 14),
„ *elegans* Ehrenberg (Taf. IX Fig. 1, 3),
„ *mitra* Haeckel (Taf. IX. Fig. 9, 10),
Undella Claparèdei (Entz) (Taf. XIII Fig. 1),
Condella cistellula (Fol.) (Taf. XIII Fig. 2, 3),
Cyttarocylis cassis (Haeckel) (Taf. XII Fig. 6),
Codonella galea (Haeckel) (Taf. IX Fig. 8, 17, 18),
Petalotricha ampulla (Fol.) (Taf. XI Fig. 1—3), sowie die Gehäuse der von Daday von den *Tintinnus*-Arten getrennten *Amphorellen* und von den Brandt'schen *Ptychocylisen* die *Rhabdonellen*.

Auch nach anderem Gesichtspunkt lassen sich die so verschieden geformten Gehäuse gruppieren, wie sich dies aus den Arbeiten einzelner Forscher, namentlich aus der Monographie von Brandt (13) ersehen läßt.

Daday (45) z. B. und ihm folgend Jörgensen (81) nahmen zuförderst die feinere Struktur des Gehäuses in Betracht, Biedermann (9) und Brandt (11, 13) richteten ihr Augenmerk außer der feineren Struktur hauptsächlich auf die allgemeine Form. Allein schon von Biedermann wurde nachgewiesen, daß die feinere Struktur des Gehäuses nicht geeignet ist für die natürliche Gruppierung. Ebenso wurde von ihm nachgewiesen, daß sich die Form des *Tintinniden*-Gehäuses, gleich denen der Schnecken, öfters wiederholt, weshalb eine jede Einteilung, welche sich auf die Form und feinere Struktur gründet, nur einen illusorischen Wert haben kann. Es waren auch alle Forscher, die sich mit den *Tintinniden* eingehend befaßten, dessen wohl bewußt, daß man einer Einteilung, welche auf die Formverhältnisse der Gehäuse basiert ist, keinen großen Wert beimessen dürfe. Die Hauptursache aber, daß sich auf die Form und Struktur der Gehäuse keine natürliche Einteilung gründen

läßt, ist sicherlich die, daß man weder die Entwicklung, noch das Heranwachsen der verschiedenen Gehäuseformen kannte; eine Einteilung nach Form und Struktur der Gehäuse kann schon aus diesem Grunde nicht natürlich sein, da man nie wissen kann, ob das Gehäuse einem schon entwickelten oder nur in Entwicklung begriffenen Tiere angehört. Um den systematischen Wert der *Tintinniden*-Gehäuse voll würdigen zu können, müßte man vor allem die Entwicklung und den Formenkreis der Arten genau kennen. In dieser Hinsicht verspricht das Studium der Süßwasserarten ein günstiges Resultat, da die Verwechslung der wenigen und leicht zu unterscheidenden Arten und die in denselben Entwicklungskreis gehörigen Formen fast unmöglich ist. Zu diesem Behufe wählte ich (61) den Formenkreis von *Tintinnopsis*[1]) *lacustris* zum eingehenden Studium, und faßte meine Resultate in folgende Sätze: Unter den Formen von *Tintinnopsis lacustris* lassen sich zwei Lokalrassen unterscheiden, d. i. a) das von G. Entz sen. beschriebene Gehäuse ohne Netzstruktur; die zwei Kerne der Tiere schmiegen sich eng an und sind zu einem scheinbaren Einzelkern verschmolzen mit einem Spalt in der Mitte; diese nenne ich *Tintinnopsis lacustris* forma *laevis*; b) die Form mit drei- oder fünfeckigem Umriß und zugespitztem Ende der fein reticulierten Schale, welche sich eventuell in ein Hörnchen fortsetzt. Das Tier hat zwei bohnenförmige voneinander fernstehende Kerne. Diese Form ist Zacharias *Tintinnopsis lacustris* var. *lariana*, welcher Imhof's *Tintinnopsis acuminata* entspricht. Ich nenne diese Form *Tintinnopsis lacustris* forma *reticulata*. Ob diese zwei Formen nur Varietäten (Lokalformen) einer und derselben Art sind, dürften weitere Untersuchungen entscheiden. Diese beiden Formen können parallel variieren und ihr Variieren läßt sich auf mehrere Ursachen zurückführen:

1. Auf die Verschiedenheiten des Wachstums, also auf das Alter. Minkewits *Tintinnopsis relicta* dürfte als eine solche Form gelten, welche im Wachsen weiter fortgeschrittenen Formen gegenüber so zu sagen auf dem Jugendstadium verblieb.

2. Auf Formen, die durch das Abreißen eines Teiles des Schalenaufsatzes nach der Conjugation entstanden sind. Hierher gehört ein Teil der aufsatzlosen Formen und die Formen mit anderthalb Aufsatz.

3. Auf Formen, die kürzlich aus der Teilung hervorgingen und deren Schale nur aus dem Wohnfach besteht, die also eigentlich nur das halbe Gehäuse haben.

[1]) In meinem ungarischen Aufsatz steht überall *Codonella*, ich will aber die von Brandt eingeführten Namen anwenden.



Wenn man auf die Mannigfaltigkeit der Gehäuse der *Tintinnopsis lacustris* einen Blick wirft, so läßt sich konstatieren, daß die Gehäuse derselben *Tintinniden*-Art nicht in allen Fällen homolog. d. h. nicht Gebilde desselben Ursprungs sind. Das Gehäuse der typischen *Tintinnopsis lacustris* besteht aus dem Wohnfach und aus dem Aufsatz, von welchen das Wohnfach vom ganzen Tierkörper in ähnlicher Weise abgeschieden wird, wie die Hülsen anderer *Infusorien*, während sich der Aufsatz am Vorderkörper, am Kragen in der Form eines spiral gewundenen Bandes entwickelt. Dieser vollkommenen Form gegenüber läßt sich jene Form, deren Gehäuse nur aus Ringen, d. h. nur aus dem Aufsatz besteht (fingerhutförmige Gehäuse), nur als eine halbe Form auffassen. Ferner läßt sich die nach Trennung conjugierten Paare entstandene bizarre Form als Anderthalbform betrachten, da diese Form ihr eigenes Gehäuse mit dem — sozusagen — geraubten Aufsatz ihres Paares ergänzt.

Wenn man über das Variieren anderer *Tintinniden* ähnliche Studien anstellt, gelangt man zur Ansicht, daß manche als selbständige Arten beschriebenen Formen nichts anderes sein dürften, als Formen bereits bekannter, aber eventuell in eine ganz andere Gruppe eingeteilter Arten. Ich habe in dieser Richtung auch einige marine Arten studiert, und zwar die Arten von *Tintinnopsis*, *Codonella orthoceras*, *Cyttarocylis Ehrenbergii*, *Cyttarocylis serrata* und die Formen derselben mit den obenerwähnten Formen von *Tintinnopsis lacustris* verglichen und zwar mit Berücksichtigung:

1. der aufsatzlosen, fingerhutförmigen oder sog. „Kesselformen“;
2. der Formen mit Aufsatz, d. h. solche Formen, an deren einheitlichem Wohnfach sich ein Spiralband oder ein aus Ringen gebildeter Teil entwickelt hat;
3. Formen, deren Gehäuse bloß aus einem spiralgewundenen Band, d. h. einem dem Aufsatz entsprechenden Teil bestehen.

Von diesen drei Formen entspricht der Kesselform jene kurze Form von *Cyttarocylis Ehrenbergii*, dessen Längsdurchmesser nur wenig (um $^1/_4$) größer ist als der Durchmesser der Mündung (Taf. X Fig. 7), während der Längsdurchmesser des Gehäuses gewöhnlich $2\,^1/_4$—3 mal so lang zu sein pflegt, wie der Durchmesser der Mündung.

Dieser Form, die außer dem einheitlichen Wohnfach auch einen aus einem Spiralband gebildeten geringelten Teil besitzt, entspricht jene Form von *Cyttarocylis Ehrenbergii*, die als *Cyttarocylis Ehrenbergii* var. *Claparèdei* bekannt ist und die einen aus 1—5 Ringen (richtiger Windungen) bestehenden Aufsatz aufweist.

Die geringelte, bloß aus einem spiralen Band bestehende Form

kommt in Formenkreis von *Cyttarocylis Ehrenbergii* gleichfalls und zwar sowohl in der Adria, als auch im Golf von Neapel vor; laut Abbildung von BRANDT mag dies jene Form sein, die von JÖRGENSEN als *Cyttarocylis* (*Coxliella*) *ampla* beschrieben wurde (Taf. X Fig. 1). Unter den geringelten Formen finden sich auch solche, deren Ende nicht geschlossen ist, die somit einen Übergang zu den hinten offenen Formen bilden (Taf. X Fig. 5).

Außer diesen lassen sich auch Übergangsformen finden, die es beweisen, daß all diese Formen einer Art angehören. Allein außerdem gibt es auch anderweitige Variationen. So kann sich z. B. am Ende des Gehäuses ein der Länge nach sehr variabiler Dorn befinden

Ganz übereinstimmend mit *Cyttarocylis Ehrenbergii* variiert *Cyttarocylis serrata*, in deren Formenkreis die kurze gedrungene Kesselform (Taf. X Fig. 10) ebenso wie die normale schlanke und die geringelte Form anzutreffen ist; nicht minder finden sich auch Gehäuse mit kurzem oder langem und sicherlich auch solche ohne Dorn.

Auch bei anderen *Tintinniden*-Arten findet man ähnliche Formen, wenn auch nicht die vollständige Reihe, doch das eine oder andere Glied derselben. So z. B. finden sich unter den Formen von *Codonella orthoceras* gedrungene, fast nur aus dem Wohnfach bestehende Formen wie auch solche mit langem Aufsatz. Es gibt Exemplare mit kurzem (Taf. VIII Fig. 13) und langem Horn (Taf. VIII Fig. 6), sowie auch solche, bei welchem dieser Fortsatz nicht entwickelt ist (Taf. VIII Fig. 15). Das Gehäuse unserer Art variiert auch in seiner feineren Struktur, ferner in Quantität und Qualität der sie bedeckenden Fremdkörperchen.

Wenn ich das eben Angeführte in Betracht ziehe, glaube ich mit Recht behaupten zu können, daß man bei der systematischen Einteilung der *Tintinniden* auf Form und Struktur der Gehäuse als Gattungscharaktere, solange die Entwicklung und das Wachstum der Gehäuse nicht erforscht ist, keinen großen Wert legen kann.

Vergleicht man das Gehäuse der *Tintinniden* mit jenen der ihnen verwandten *Infusorien*, namentlich von *Stentor* und *Folliculina*, so zeigt es sich, daß zwei Gehäuseformen der *Ciliaten* mit den Gehäusen der *Tintinniden* zum Vergleich herbeigezogen werden können, nämlich die gallertigen Hülsen von *Stentor Roeselii*, welche mit denjenigen der *Tintinnidium*-Arten zu homologisieren sind, ferner die Cysten von *Stentor polymorphus* und *Stentor coeruleus*, welche an die dickwandigen Gehäuse von *Undella Claparèdei* und *Undella Dohrnii* erinnern; die Gehäuse der *Folliculinen* sind aber den soliden Gehäusen der *Tintinniden* homolog.



Die feinere Struktur der Gehäuse. Auf die feinere Struktur der *Tintinniden*-Gehäuse wurde zuerst von Daday (45), sodann von Biedermann (9) ein großes Gewicht gelegt. Letzterer bespricht die feinere Struktur in einer besonderen Arbeit. Brandt (11, 12, 13) hat sich auch tief in das Studium der primären Struktur eingelassen und ich kann, auf die diesbezüglich alles erschöpfende Arbeit Brandt's verweisend, meine Ergebnisse ganz kurz fassen. Meine Untersuchungen habe ich außer an lebenden und konservierten Totopräparaten auch an Schnitten kontrolliert, welche zwar zumeist die Angaben Brandt's bestätigen, aber auch hier und da davon abweichen.

Meine Beobachtungen sollen hier nach den einzelnen Arten angeführt werden.

An *Tintinnus Franknóii* konnte ich weder an Längs- noch an Querschnitten der Gehäuse eine Struktur wahrnehmen. Auch Brandt schreibt (13, p. 423), daß: „Wenn Struktur bemerkt werden konnte, so handelte es sich immer um sehr kleine und ungemein schwer erkennbare, gleichgroße, polygonale Waben“.

Undella Claparèdei und *hyalina*. Brandt (13, p. 543) schreibt über Genus *Undella*: „Am Gehäuse sind Innen- und Außenlamelle besonders derb und stark lichtbrechend, weit voneinander getrennt von äußerst zartwandigen und von kleinen Primärwaben erfüllten Zwischenraum“. Ich konnte auch die zwei Grenzlamellen, sowie die äußerst kleinen Waben dazwischen sehen.

Tintinnopsis beroidea (Taf. XX Fig. 45). Das Gehäuse habe ich aus unregelmäßigen polygonalen Feldchen aufgebaut gefunden, welche offenbar von den Eindrücken der abgefallenen Fremdkörperchen herrührten. Brandt gibt Primitivwaben an (13, p. 132); ich konnte sie nicht unterscheiden und schreibe dies dem Umstande zu, daß all meine diesbezüglich untersuchten Präparate in Damar- resp. Canadabalsam eingeschlossen sind, in welchem — wie allbekannt — feine Strukturen nicht zu bemerken sind.

Tintinnopsis campanula (Taf. XX Fig. 46, 47, 49). Die Struktur des Gehäuses fand ich mit *T. beroidea* übereinstimmend. Nach Brandt sind Primitivwaben vorhanden (13, p. 132), ich sah sie, gewiß aus genannten Gründen, nicht. Das Gehäuse ist aus einem Spiralband aufgebaut oder scheint einheitlich und dann aus der Verschmelzung dieser Bänder entstanden zu sein. An Längsschnitten (Taf. XX, Fig. 46) sieht man, daß der kragenförmig erweiterte Mündungsrand am dicksten ist; an diesem Rand sind unregelmäßige Aushöhlungen wahrzunehmen, wie ich sie in den übrigen Teilen des Gehäuses,

offenbar weil die sie bildende Substanz eine zu dünne Schicht bildet, nicht zu erkennen vermochte.

Tintinnopsis ventricosa (Taf. XX Fig. 48). Im Längsschnitt betrachtet, besteht das Gehäuse aus zwei Grenzlamellen, zwischen welchen winzige Säulchen sichtbar sind, die KOFOID (87) als „prismatische Elemente" beschrieben hat; von der Fläche betrachtet, sind große, mehr oder weniger abgerundete Feldchen wahrzunehmen, deren Zwischenräume durch kleine, regelmäßige Feldchen ausgefüllt sind. Die ganze Struktur ist ebenso wie die des Wohnfaches von *Codonella orthoceras* (siehe unten). Der aus 1—2 Ringen bestehende Aufsatz — wenn überhaupt vorhanden — ist ausschließlich aus kleinen Feldchen (Primitivwaben) gebildet. Nach BRANDT besitzt *T. ventricosa* dreifache Wabenstruktur (13, p. 133).

Codonella orthoceras (Taf. XX Fig. 18-22). Der Aufsatz besteht aus einer verschiedenen Anzahl von Ringen (2—28, meist 19), richtiger aus einem Spiralband, und ist im Längsschnitt durch die zwischen den zwei Grenzlamellen stehenden Scheidewändchen in Kämmerchen (prismatische Elemente) geteilt (Taf. XX Fig. 18); von der Fläche betrachtet sind daran kleine, regelmäßig angeordnete Polygone sichtbar (Taf. XX Fig. 19). Es finden sich auch Exemplare, an denen, einzelne Windungen von der Fläche betrachtet, deutliche abgerundete Stellen sichtbar sind (Taf. XX Fig. 19); dieselben sehen aber so aus, wie jene Feldchen am Aufsatz von *Codonella Ostenfeldii*, welche BRANDT abbildet (8, Taf. 14 Fig. 1, 2). Die Struktur des Wohnfaches zeigt ein grobes Netzwerk, dessen Maschen mit kleinen polygonalen Feldchen ausgefüllt, also ebenso beschaffen sind, wie in der Abbildung von BRANDT (12, Taf. 12 Fig. 4); das Wohnfach von *Tintinnopsis bermudensis*, aber die Struktur des Aufsatzes ist von dieser verschieden. Im Längsschnitte zeigen sich zwischen zwei dünnen Grenzlamellen voneinander ziemlich entfernt stehende stärkere Scheidewände — prismatische Elemente. An dem Längsschnitte des hohlen und von dem Wohnfach durch eine sich stark färbende Membran abgeschiedenen Hornes ist eine dunkle innere Membran sichtbar, die mit einer Schicht bedeckt ist, in ihrem Innern mit unregelmäßigen Aushöhlungen (Taf. XX Fig. 22), wie sie schon BIEDERMANN (9, Taf. 3 Fig. 12) abbildet.[1])

[1]) An *Codonella orthoceras* ist die Länge des Hornes außerordentlich variabel, es gibt in Neapel lang und kurz behornte, sowie auch hornlose. Letztere stimmen in dieser Hinsicht mit jener von BRANDT (13, Taf. 13 Fig. 4, 5) beschriebenen *Codonella ecaudata*, ihre feinere Struktur aber mit jener von *Codonella orthoceras* überein. Zu bemerken ist noch, daß die Bezeichnung *Codonella orthoceras* nur als Sammelname



Codonella galea Haeckel (= *Cod. lagenula* Clap. et Lachmann). Unter den Gehäusen dieser Art befinden sich außer solchen, welche mit vielen Fremdkörperchen bedeckt sind (Taf. IX, Fig. 18), auch solche, an welchen nur wenige oder keine wahrzunehmen sind (Taf. IX, Fig. 17, 18). Einzelne Gehäuse sind mit abgerundeten Fremdkörperchen (Coccolithen?) bedeckt; ihre Struktur ist ebenso (Taf. XX, Fig. 44), wie sie von Brandt (12) abgebildet wurde.

Codonella cistellula. An Längsschnitten des Gehäuses sind zwischen zwei Grenzlamellen kräftige Säulchen (prismatische Elemente) sichtbar (Taf. XX Fig. 41—43), zwischen welchen, wie man es, von der Fläche betrachtet, sehen kann, solche sind, die aus größeren und kleineren Polygonen zusammengesetzt erscheinen (Taf. XX Fig. 40), wie es Brandt (Taf. 6 Fig. 1) von *Codonella nationalis* abgebildet hat; außerdem finden sich Gehäuse, über deren feinem Genetz eine Schicht liegt, die derber „geflochtene“ Felder einschließt (Taf. XX Fig. 38), und auch Kombination beider Strukturen kommt vor. Für beide Strukturen finden wir schöne Beispiele in Brandt's *Tintinnen*-Werk, so bei *Codonella cistellula*, *C. nationalis* und *C. polymorpha*.

Cyttarocylis cassis (Taf XX Fig. 2, 3). Die Struktur der Gehäuse von dieser Art ist allbekannt und ich will nur hervorheben, daß dies mit jener von *Dictyocysta mitra* am meisten übereinstimmt.

Cyttarocylis Ehrenbergii (Taf. XX Fig. 28, 30—34). Die Schnitte bestätigen, daß die Struktur des Gehäuses ebenso ist wie sie Brandt abbildet, das heißt, es sind zwischen zwei Grenzlamellen winzige Säulchen (prismatische Elemente), von der Höhe betrachtet aber polygonale Felder sichtbar (Taf. XX Fig. 33). Die Struktur des Schwanzdornes ist in den Schnitten nicht an allen Exemplaren gleich, an manchen sind bloß kleine, annähernd gleich große vacuolenartige Gebilde wahrzunehmen (Taf. XX Fig. 34), am anderen zeigen sich hingegen zwischen denselben auch noch größere und kleinere Aushöhlungen (Taf. XX Fig. 32), bisweilen polygonale Hohlräume (Taf. XX Fig. 30).

gelten kann, da viele *Tintinniden*-Gehäuse diese Form annehmen können, wenn sie in ihrer Entwicklung das Stadium erreichten, in welchem das Gehäuse einen geringelten Aufsatz trägt. So habe ich zum Beispiel in Neapel eine Form gefunden, die ich als *Ptychocylis orthoceras* bezeichne (Taf. XI Fig. 5), die — ich möchte sagen — die Gehäuseform von *Codonella orthoceras* imitiert. Leider habe ich diese Art nur in einem einzigen Exemplar angetroffen. Die Struktur des Wohnfaches scheint mit jener von *Cyttarocylis Ehrenbergii* übereinzustimmen, mit welcher sie auch in ihrer Größe übereinstimmt.

Cyttarocylis serrata. Die feinere Struktur scheint mit der ebenbesprochenen Art übereinzustimmen.

Dictyocysta templum. Zwischen zwei Grenzlamellen erheben sich kräftige Scheidewände (Taf. XX Fig. 26), die an den sogenannten Fenstern fehlen. An der Wandung der Fenster sind kleine regelmäßige von BIEDERMANN zuerst beobachtete (9, p. 6) Feldchen (Primärwaben) sichtbar.

Ptychocylis (Rhabdonella) spiralis (Taf. XX Fig. 12). An den mit Eisenhämatoxylin (nach HEIDENHAIN) gefärbten Gehäusen (Totopräparate) blieben die den einzelnen Bändern entlang liegenden runden Felder vollständig farblos, während der übrige Teil des Gehäuses mit sehr regelmäßigen Feldern (Primärwaben) ausgefüllt ist, was darauf hinweist, daß die runden Felder wirklich Öffnungen sind. Nach BRANDT (13, p. 313 und 324) sollen sie keine Durchbohrungen, sondern nach Art der *Dictyocysten*-Gehäuse gebaute Fenster sein, wahrscheinlich kommen beide Fälle vor.

Petalotricha ampulla. Die Wandung des Gehäuses besteht aus einer inneren und äußeren Membran, zwischen welchen 2—3 Reihen prismatischer Elemente (Primitivwaben) liegen (Taf. XVIII Fig. 12); die am Gehäuse vorhandenen fensterartigen Teile (Taf. XVIII Fig. 12) erweisen sich an Längsschnitten in der Tat als Durchbrechungen. Die Struktur des Gehäuses fand ich im ganzen so, wie sie BRANDT (12) von *Petalotricha ampulla* angibt, doch betrachtet er die Durchbrechungen als Fenster, oder als „bläschenförmige Fensterchen“ (13, p. 342). Bereits in einer anderen Arbeit (60, p. 132) bemerkte ich, daß „die feine Struktur mancher Gehäuse ohne Immersion kaum oder überhaupt nicht wahrzunehmen ist, während sie an anderen scharf ins Auge fällt“. Auch von BRANDT wird bemerkt (13, p. 342), daß die primitive Struktur nur schwer zu erkennen ist.

Wenn ich meine Beobachtungen über die feinere Struktur des Gehäuses zusammenfasse und mit Angaben anderer Forscher, besonders mit den Ergebnissen BRANDT's vergleiche, so gelange ich zu dem Resultat, daß gleich wie das Gehäuse einer und derselben Art im Habitus veränderlich ist, so scheint auch die feinere Struktur durchaus nicht konstant zu sein. Ein gutes Beispiel bietet *Codonella cistellula* und *Petalotricha ampulla.* Weitere Beispiele liefern andere Arten, denn während ich z. B. an den Hülsen von *Tintinnus Fraknói* niemals eine Struktur sah, wurde dies von BRANDT beobachtet. Daß dieser Umstand nicht allein in der genannten Differenz der Beobachtung (Glycerin und Balsampräparate) seine Ursache hat,

halte ich für zweifellos; was aber die Ursache dieser Verschiedenheit sei, kann ich nicht direkt beantworten. Ich machte nämlich an *Tintinnopsis lacustris* die Beobachtung, daß während an den Exemplaren aus Dänemark die Retikulation des Gehäuses schon ohne Immersion deutlich zu sehen ist, dieselbe an Exemplaren aus Ungarn nicht zu erkennen war. Ferner beobachtete ich — wie erwähnt — auch an manchen Exemplaren von *Petalotricha* des Quarnerolo diese feine Struktur (Primitivwaben), an anderen aber nicht. Die Ursache dieser Verschiedenheit dürfte, abgesehen von lokalen Ursachen, mit der Entwicklung der Gehäusestruktur in Zusammenhang sein. Hierüber aber gibt die Struktur des sog. Dornes einzelner Arten einen Aufschluß. Bei der Besprechung der Gehäusestruktur von *Cyttarocylis Ehrenbergii* erwähnte ich, daß die Substanz des Dornes bald nur kleine, vacuolenartige Bläschen, bald auch größere enthält, bei der überwiegenden Mehrzahl hingegen finden sich darin polygonale Hohlräume, die Kofoid'schen prismatischen Elemente (Taf. XX Fig. 30—32, 34).

Meiner Ansicht nach stehen diese verschiedenen Strukturen in genetischem Zusammenhang miteinander. Es dürfte nämlich die gekörnte, wie aus kleinen kugelförmigen Hohlräumen bestehende Struktur den Anfangszustand bilden, aus welchem die anderen abzuleiten sind. Die Struktur der Gehäuse kommt nach meiner Meinung dadurch zustande, daß das Material der Gehäuse aus zwei sich nicht mengenden Substanzen besteht, deren eine sich in Tröpfchen ansammelt, deren andere hingegen aus einer zähflüssigen (colloidalen) Masse besteht.[1])

In „jungen" Gehäusen scheint anfänglich die sich in Tropfen ansammelnde Flüssigkeit kaum vorhanden zu sein und sich nur allmählich anzusammeln, und nur wenn die Substanz eine gewisse Quantität erreicht hat, wird sie in Form von kugelförmigen Tröpfchen sichtbar. Später verschmelzen diese Tröpfchen zu vacuolenartigen Räumen, die, wenn sie in der Wandung in großer Zahl vorhanden sind, derselben — eigentlich der zähflüssigen Substanz — ein schaumartiges Aussehen verleihen. Sind größere Tropfen in großer Anzahl vorhanden, so können sie sich eng aneinander schmiegen und gegenseitig zusammendrücken, wodurch im Dorn polygonale — meist rhomboederförmige — Räume, in der Wand der Gehäuse aber Prismen (prismatische Elemente) zustande kommen. An etlichen

---

[1]) Ähnlich wie bei Traube's Versuch der Leimtropfen in einer Gerbstofflösung. (M. Verworn: Allgemeine Physiologie, 4. Aufl. 1903 p. 182.)

Gehäusen von *Cyttarocylis Ehrenbergii* und *Codonella cistellula* fand ich, daß die prismatischen Elemente keine geschlossenen Räume bilden, sondern so aussehen, als ob ihre eine Seite abgesprungen wäre, was namentlich an Schnitten gut wahrzunehmen ist (Taf. XX Fig. 43). Dieser Umstand deutet meiner Auffassung nach auf das letzte Entwicklungsstadium des Gehäuses, auf dessen Verfall. Dieser Zustand, in welcher die Wandung der prismatischen Elemente schon so dünn geworden ist, daß sie der Spannkraft — offenbar dem osmotischen Druck — der eingeschlossenen und fortwährend zunehmenden Flüssigkeitströpfchen länger zu widerstehen nicht imstande ist und demzufolge platzt, wodurch einzelne Teile des Gehäuses abfallen; man könnte wohl sagen, daß sich das Gehäuse partiell häutet. Durch diesen Entwicklungsprozeß läßt es sich vielleicht erklären, daß an manchen Teilen einzelner Gehäuse die Struktur gut, an anderen aber gar nicht oder nur mit größter Mühe zu erkennen ist.

Die Fremdkörperchen. Das Gehäuse zahlreicher *Tintinniden* ist mit sog. „Fremdkörperchen“ verschiedener Form bedeckt. Brandt (11, p. 10) war der erste, der es aussprach, daß diese zum Teil eigentlich gar keine fremden, sondern vom Tiere selbst produzierten Körperchen sind, die mit dem Gehäuse identische Struktur haben und von den übrigen Teilen des Gehäuses nur durch stärkere Lichtbrechung abweichen. Die Richtigkeit dieser Auffassung kann ich bestätigen, muß indessen hinzufügen — was natürlich auch Brandt nicht bezweifelt —, daß es auch solche Fremdkörperchen gibt, die in der Tat fremde Körper sind und die nach meiner schon anderwärts ausgesprochenen Ansicht (60, p. 129, 130 und 61, p. 2, 11) aus den Fäces des Tieres an die Oberfläche des Gehäuses gelangen. Dies wird aber dadurch bestätigt, daß sich auf der Oberfläche der Gehäuse dieselben Bestandteile erkennen lassen, wie im Plasma der Tiere, nämlich Panzerteile von verschlungenen *Diatomeen*, Dornen und *Coccolithen* von *Coccolithophoren* (Taf. XI Fig. 7, 8) Skeletteile von *Radiolarien* usw.

Wie die Körperchen, deren Struktur mit jener des Gehäuses übereinstimmt, auf die Oberfläche derselben gelangen und wie sie zustande kommen, ist nicht bekannt, ich halte es indessen für wahrscheinlich, daß sie mit dem geschilderten Verfall der Gehäuse in Zusammenhang stehen.

Die chemische Beschaffenheit der Gehäuse. Viele Forscher beschäftigten sich mit den morphologischen Eigenschaften der Gehäuse, wenige mit deren chemischen Beschaffenheit. Die ersten diesbezüglichen Untersuchungen stammen von Claparède und Lach-

MANN. Ihrer Ansicht nach (20, p. 619) gibt es: 1. durchsichtige, 2. aus Fremdkörperchen aufgebaute starre Gehäuse und 3. gallertartige Hülsen. STEIN bemerkt, daß *Tintinnus* (*Tintinnidium*) *fluviatilis* eine gallertartige Hülse bewohnt (133, p. 152), *Tintinnus inquilinus* aber ein ebenso durchsichtiges starres Gehäuse, wie die *Vaginicola*-Arten (p. 153), für das Gehäuse von *Tintinnopsis beroidea* sei es charakteristisch, daß sich Fremdkörperchen daran festsetzen (p. 154). Nach HAECKEL (74) bestehe das Gehäuse der *Dyctiocysta* aus Kieselsäure, jenes von *Codonella orthoceras* aber ist mit Kieselplättchen bedeckt, welche eine organische Grundsubstanz verbindet. STERKI (134) erwähnt, daß die an beiden Enden offene Hülse von *Tintinnus* (*Tintinnidium*) *semiciliatus* aus einer gallertartigen Substanz bestehe, an welcher sich Fremdkörperchen anheften. Von FOL (65, p. 12) wurden die Gehäuse verschiedener marinen *Tintinniden* chemisch untersucht; er experimentierte mit alkalischen Lösungen und konzentrierten Säuren, ferner glühte resp. verbrannte er die Gehäuse, außerdem prüfte er die Wirkung von Jod und Schwefelsäure und gelangte zu dem Resultat, daß ihre Substanz nur aus Chitin bestehen könne. G. ENTZ sen. (56, p. 404) betont, daß es zweierlei Gehäuse gäbe, und zwar: 1. gallertige Hülsen, wie bei *Tintinnus* (*Tintinnidium*) *fluviatilis* und *T. semiciliatus*, deren Hülse mit jenen von *Stichotricha secunda* und *Stentor Roeselii* übereinstimme; 2. Gehäuse aus einer etwas elastischen chitinartigen Substanz, an welcher sich gleich wie bei den *Difflugien*-Schalen unregelmäßige, scharfkantige „Kieselkörnchen“ anheften können. Auch das Gehäuse der *Dictyocysta* besteht nicht aus reiner Kieselsäure, denn erhitzt verbrennt sie, außerdem bemerkt ENTZ, schwillt das Gehäuse in Glycerin etwas an, weshalb es, wenn das Deckplättchen darüber bewegt wird, die Form etwas ändern kann. Ferner bemerkt ENTZ (57, p. 211, 202), daß die Verdauungssäfte von *Salpen* die Gehäuse der *Tintinniden* nicht angreifen, sie werden unverändert mit den Fäkalien abgegeben. Auch JOH. MÜLLER (111) fand im Darm von *Antedon rosacea* unbeschädigte Gehäuse von *Dictyocysten*.

Besonders eingehend beschäftigte sich mit der chemischen Eigenschaft der Gehäuse DADAY (45, p. 486—487); er stellt seine Versuche mit Fluorsäure, Kalilauge, konzentrierter Schwefelsäure, Salzsäure an und gelangte zu folgenden Resultaten:

1. Fluorsäure läßt die mit keinen Fremdkörperchen bedeckten Gehäuse von *Tintinnus*, *Amphorella*, *Undella*, *Petalotricha*, *Cyttarocylis* und *Dictyocysta* unverändert, wogegen sie an den mit Fremdkörperchen bedeckten Gehäusen der *Codonella* und *Tintinnopsis*-Arten die

Fremdkörperchen auflöst, in welchem Falle an der Oberfläche der Gehäuse eine Netzstruktur wahrnehmbar ist, an deren Maschen man die Form der aufgelösten Plättchen leicht erkennen kann.

2. Kalilauge läßt die Gehäuse unverändert, darinnen gekocht ändert sich höchstens ihre Farbe.

3. Der kalten konzentrierten Schwefelsäure längere Zeit ausgesetzt, verschwinden die Gehäuse; in heißer konzentrierter Schwefelsäure lösen sie sich in kurzer Zeit auf, und zwar die glatten ohne Überreste, die übrigen aber mit Hinterlassung ihrer „Kieselplättchen".

Durch diese Untersuchungen wurde die Beobachtung von Fol und Entz bestätigt und festgestellt, daß die Gehäuse nicht aus Kieselsäure, sondern aus einer dem Chitin verwandten Substanz bestehen. Ferner gelangte Daday durch Anwendung von Fluorsäure, Schwefel- und Salzsäure zum Ergebnis, daß die Fremdkörperchen der *Tintinnopsis-* und *Codonella-*Arten teils aus Kieselsäure, teils aus Calciumcarbonat bestehen; letztere lösten sich in Fluorsäure nicht, wogegen sie in Schwefel- und Salzsäure unter Bildung kleiner Bläschen verschwanden.

Nach Bütschli (18, p. 1731) ist das Gehäuse der *Tintinniden* teils chitinartig, teils mit Fremdkörperchen bedeckt.

Brandt (11, p. 4, 9) hebt, wie oben bereits gesagt wurde, hervor, daß die sog. Fremdkörperchen der *Tintinnopsis-*Arten in den meisten Fällen keine fremden Körper, sondern von dem Tiere selbst erzeugte Gebilde sind, weil sie dieselbe wabige Struktur zeigen, wie das Gehäuse selbst, von welchem sie sich nur durch ihre stärkere Lichtbrechung unterscheiden. In seiner Monographie (13, p. 131—132) schreibt Brandt, daß wahrscheinlich auch die aus Kieselsäure bestehenden Fremdkörperchen von den Tieren abgesondert wurden, bemerkt aber, daß, wie aus Bütschli's Untersuchungen hervorgeht, allein die „primitivwabige" Struktur es noch nicht entscheidet, ob das betreffende Körperchen organischen oder anorganischen Ursprungs ist, da auch anorganische Gallerten, z. B. Kieselsäuregel, ähnliche Strukturen haben können. Die Struktur beweist also nur, daß das betreffende Gehäuse aus einer gallertartigen Substanz besteht.

Nach Fauré-Fremiet scheint das Gehäuse von *Tintinnidium inquilinum* aus einer chitinartigen Substanz zu bestehen; es färbt sich nur mit Fuchsin einigermaßen, Säuren und Alkalien scheinen es nicht anzugreifen, aber in Eau de Javel scheint es sich zu verdünnen (64, p. 233).

Faßt man all diese Angaben zusammen, so kann man behaupten, daß den *Tintinniden* zweierlei Gehäuse zukommen:

1. entweder bestehen sie aus einer gallertigen Substanz wie die Hülsen von *Tintinnidium fluviatile, T. semiciliatum, T. neapolitium*; oder 2. bestehen sie aus einem kompakten Stoff, welcher laut Untersuchungen von Fol, Entz, Daday aus einer chitinähnlichen Substanz, keinesfalls aber aus Kieselsäure besteht.

Die Fremdkörperchen, welche an den Gehäusen haften, bestehen zum Teil aus Kieselsäure, zum Teil aus Calciumcarbonat, eine dritte Gruppe bilden jene Körperchen, die nach Brandt vom Tiere selbst erzeugte organische (?) Gebilde sind.

Auch ich beschäftigte mich eingehend mit der chemischen Beschaffenheit der *Tintinniden*-Gehäuse. Anfänglich experimentierte ich am Objektträger, später aber, als mir Gehäuse in genügender Menge zur Verfügung standen und ich erkannte, daß diese Versuche nie ganz klare Ergebnisse lieferten, gab ich die *Tintinniden* in Eprouvetten und untersuchte sie auf diese Weise. Meine Untersuchungen betreffen 1. das Verhalten der Gehäuse gegen Farbstoffe, 2. ihre Löslichkeit oder Unlöslichkeit in Reagentien, 3. farbige Reaktionen. Zuerst sollen (A) die am Objektträger, sodann (B) die in Eprouvetten ausgeführten Experimente mitgeteilt werden.

A. Färbungen. 1. In 1 proz. Eosinlösung bleibt das Gehäuse von *Tintinnus amphora, Codonella galea* farblos; *Codonella orthoceras* färbt sich kaum; *Dictyocysta templum* und *elegans* wurde schwach, *Codonella cistellula* dunkel rosarot.

2. In sehr verdünntem wässerigen Methylenblau bleibt das Gehäuse von *Codonella galea, Tintinnus Fraknoii, Dictyocysta templum* farblos, *Tintinnus ventricosa* und *Tintinnopsis campanula* wurden (auch intra vitam) blau, wogegen das Gehäuse von *Tintinnopsis beroidea* sich bloß am oberen Teil färbt.

3. Mit Zucker und konzentrierter Schwefelsäure nahm *Tintinnopsis campanula* eine sehr blaßbräunliche Farbe an, wogegen das Gehäuse von *Codonella galea, Codonella orthoceras, Tintinnopsis beroidea, Dictyocysta templum* und *Petalotricha ampulla* farblos blieb, obgleich das Körperplasma die rosenrote Reaktion der Eiweißstoffe zeigte.

4. In konzentrierter Salzsäure verändern sich die Gehäuse von *Tintinnopsis beroidea* insofern, als sich einzelne Körner schwärzten, während sich das Gehäuse gelblichbraun färbte. Die Fremdkörperchen lösten sich nicht, sie bestehen also aus irgend einer anorganischen Substanz.

5. In schwacher Salzsäure lösten sich die Stacheln (*Coccolithen*) am Gehäuse von *Cyttarocylis* (*Coxliella*) *helix* ohne aufzubrausen.

6. In konzentrierter Schwefelsäure wurden einzelne Fremdkörperchen von *Tintinnopsis beroidea* schwarz, bestehen somit aus organischer Substanz. An *Tintinnopsis ventricosa* hingegen bemerkte ich selbst nach 6 Tagen keine Veränderung. Dasselbe gilt von *Tintinnopsis campanula*. Das Plasma von *Petalotricha ampulla* wurde rotbraun, das Gehäuse hingegen bleibt, kalt behandelt, nach 24 Stunden unverändert, gekocht aber wurde es braun. Das Gehäuse von *Cyttarocylis cassis* blieb auch in konzentrierter Schwefelsäure gekocht unverändert.

7. In konzentrierter Essigsäure nehmen die Gehäuse von *Tintinnopsis beroidea* eine gelblichbraune Farbe an, während die Fremdkörperchen ganz schwarz wurden.

8. In Jodalkohol wurde das Gehäuse von *Tintinnopsis beroidea* dunkel gelbbraun, die daran haftenden verschiedenen Körner aber schwarz.

9. In Jod-Jodkalium erhielt das Gehäuse von *Petalotricha ampulla*, *Codonella cistellula*, *Undella Claparèdei*, *Ptychocylis* (*Rhabdonella*) *spiralis* eine dunkel gelblichbraune Farbe.

10. Auf Jod und Schwefelsäure wurden die Gehäuse nicht blau, wie die zur Kontrolle eingelegte Baumwolle, die Gehäuse können mithin nicht aus Cellulose bestehen.

11. Bei Einwirken von Jod-Jodkalium und Schwefelsäure färbten sich die Gehäuse von *Cyttarocylis cassis* rotbraun.

12. Im Millon'schen Reagens wurde das Plasma prächtig ziegelrot gefärbt, die Gehäuse bleiben aber bei den folgenden Arten:

Tintinnopsis beroidea,
" *campanula*,
" *ventricosa*,
Codonella orthoceras,
" *galea*,
" *cistellula*,
Tintinnus amphora,
Dictyocysta templum,
Tintinnus Fraknóii ungefärbt.

13. In kalter Kalilauge veränderte sich *Petalotricha ampulla* auch nach 24 Stunden nicht, sowie auch beim kürzeren Sieden auf dem Objektträger nicht.

14. In Natronlauge blieb *Tintinnopsis beroidea* 6 Tage unverändert. In kalter Natronlauge begann *Tintinnopsis campanula* und *Codonella galea* sich aufzulösen. Bei *Codonella orthoceras* lösten sich auch die Ringe ab, bei *Dictyocysta templum* aber verschwand der



Aufsatz. Es scheint, daß sich bei längerem Einwirken von kalten Alkalien die Gehäuse einzelner *Tintinniden*-Arten auflösen.

15. Kalte, konzentrierte Salpetersäure bleibt auf *Petalotricha ampulla* wirkungslos.

16. Auf Einwirkung von kalter konzentrierter Salpetersäure und Kalilauge blieben *Codonella galea* und *Ptychocylis* (*Rhabdonella*) *spiralis* farblos, *Cyttarocylis* (*Coxliella*) *helix* und *Undella Claparèdei* werden blaßgelb, 13 Exemplare von *Petalotricha ampulla* (auch leere) nahmen alle eine orangegelbe Farbe an, das Plasma hingegen wurde rotbraun. Dies beweist, daß wenigstens ein Teil der Gehäuse die Xanthoproteinreaktion gibt.

17. In Salpetersäure und konzentriertem Ammoniak bleiben die Gehäuse von *Cyttarocylis Ehrenbergii*, *Cyttarocylis cassis*, *Cyttarocylis* (*Coxliella*) *annulata* und *Tintinnopsis ventricosa* unverändert, *Tintinnopsis beroidea* wurde rauchbraun, *Petalotricha ampulla* hingegen blaß strohgelb, ebenso wurden die leeren Gehäuse von *Dictyocysta templum*, *Codonella orthoceras*, *Codonella galea* dunkel strohgelb, die leeren Gehäuse von *Codonella cistellula* nahmen schön strohgelbe Färbung an.

Aus diesen Beobachtungen geht zunächst hervor, daß die *Tintinniden*-Gehäuse sich denselben Reagentien gegenüber nicht gleich verhalten. Weder Eosin, noch Methylenblau färbt sie in gleicher Weise. In Jod und in Jodkalium färben sie sich gelb oder gelbbraun. Kalte konzentrierte Säuren greifen die Gehäuse nicht an, höchstens nehmen diese eine bräunliche Farbe an. Längere Zeit in kalte Alkalien gelegt, lösten sie sich allmählich auf. Die Millon'sche Reaktion gaben sie nicht, allein in Salpetersäure — bei Hinzugabe von Kalilauge oder Ammoniak — wurde zum mindesten ein Teil der Gehäuse schwächer oder stärker gelb; diese Gehäuse gaben somit die auf Proteinstoffe charakteristische Xanthoproteinreaktion. Die letztgenannte Gruppe der Gehäuse besteht also aus einer Substanz, welche von Chitin abweicht und nach längerer Zeit sich auch in kalten Alkalien löst; sie unterscheidet sich indessen von den Gehäusen der von Awerinzew (147, 148) untersuchten *Rhizopoden* dadurch, daß sie die Millon'sche Reaktion nicht gibt.

Die den Gehäusen anhaftenden Fremdkörperchen sind ebenfalls verschiedener Natur; schon Daday (45, p. 487) hat nachgewiesen, daß sie sich — zum Teil — in Fluorsäure, zum Teil in Salzsäure unter Aufbrausen lösen, mithin teils aus Kieselsäure, teils aus Carbonaten bestehen, nach meinen eigenen Beobachtungen lösten sie die Fremdkörperchen ohne aufzubrausen; ein Teil dieser Fremdkörper nahm mit Salpetersäure und Kalilauge oder Ammoniak eine

gelbe Farbe an, andere bestanden aus einer färbbaren und verbrennbaren Substanz, hatten also wahrscheinlich organischen Ursprung.

B. Diese Ergebnisse wurden ergänzt, zum Teil auch rektifiziert durch Untersuchungen, welche ich an *Tintinniden*, welche ich in größerer Menge sammeln konnte, in Eprouvetten vornahm. Es waren die drei Arten und zwar *Cyttarocylis Ehrenbergii*, *Tintinnopsis ventricosa* und *Tintinnopsis lacustris*. Von der großen *Cyttarocylis Ehrenbergii* verwendete ich bei den Experimenten 5—10 Stück auf einmal, von der kleinen *Tintinnopsis ventricosa* aber 50—100 Stück. Es sei hier noch bemerkt, daß die Reaktionen mehrmals wiederholt wurden und immer dieselben Resultate gaben.

Tintinnopsis ventricosa und *Cyttarocylis Ehrenbergii* lösen sich in einigen Minuten in folgenden Flüssigkeiten:

1. in Natronlauge,
2. in konzentrierter Schwefelsäure; die Flüssigkeit wird in 5 bis 10 Minuten dunkel rotbraun, die Gehäuse aber verschwinden;
3. in Salpetersäure,
4. in Salzsäure.

Gehäuse derselben Arten lösten sich, in Ammoniak gekocht, nicht. Es sei noch bemerkt, daß sich genannte Gehäuse ohne jeglichen Überrest lösten, es verschwanden auch die sogenannten Fremdkörper von *Tintinnopsis ventricosa*, wodurch die Auffassung von Brandt, daß dieselben eigentlich keine Fremdkörper sind, sondern aus einer den Gehäusen identischen Substanz bestehen, bestätigt wird.

Über die chemische Beschaffenheit des Gehäuses von *Tintinnopsis lacustris* berichtete ich bereits in einer früheren Arbeit (61, p. 208) folgendes:

„In wässeriger Lösung von Methylenblau, sowie in wässeriger Lösung und alkoholischer Lösung von Eosin färbt sich weder das Gehäuse, noch die daran befindlichen Fremdkörperchen. In Salzsäure und Salpetersäure gekocht, lösten sie sich, wobei sie zumeist ihre gelblichbraune Färbung einbüßten. Die Fremdkörperchen lösten sich in Salzsäure ohne aufzubrausen."

„Der Kalilauge leisten die Gehäuse Widerstand, und zwar sowohl kalt als auch aufgekocht, höchstens büßten sie ihre Färbung ein. In konzentrierter Kalilauge kochte ich mehrere Tierchen 5—10 Minuten, ohne irgendwelche Veränderung an den Schalen wahrzunehmen. Dieselben Exemplare habe ich, nachdem sie 10—12 Tage in konzentrierter Kalilauge gelegen, abermals aufgekocht, ohne daß sich die Schalen aufgelöst hätten, im Gegensatz zu den großen Gehäusen der marinen *Tintinniden (Cyttarocylis Ehrenbergii)*, die sich in

heißer Lauge in 3—5 Minuten auflösten. Aus dem Umstand, daß sich die Gehäuse der *Tintinnopsis lacustris* nur in heißen Mineralsäuren lösen, Alkalien aber Widerstand leisten, ist zu schließen, daß ihre Grundsubstanz irgend eine, dem Chitin nahestehende organische Verbindung ist."

„Die Ergebnisse beweisen, daß sich die Gehäuse verschiedener *Tintinniden* den chemischen Reagentien gegenüber ganz verschieden verhalten und es muß angenommen werden, daß die Substanz der Gehäuse eine verschiedene ist. Es gibt Gehäuse, welche in der Lösung von Methylenblau eine blaue Farbe annehmen: so z. B. *Tintinnidium fluviatile*, *T. semiciliatum*, *T. pusillum*[1]), und die mit ihnen keinesfalls nahe verwandte *Tintinnopsis campanula*; das Gehäuse der *Tintinnopsis cylindrica* und *Tintinnopsis lacustris* hingegen sowie die Gehäuse vieler mariner *Tintinniden* färben sich nicht. Die ersteren scheinen aus einer gallertigen Substanz zu bestehen. Es gibt auch solche, die sich in heißer Kalilauge lösen, so z. B. das Gehäuse der *Cyttarocylis Ehrenbergii*, andere nicht, wie die *Tintinnopsis lacustris*.

---

[1]) So will ich eine kleine Süßwasser-*Tintinnide* aus dem Altwasser der Donau bei Ujpest benennen, welche hier sowie in anderen Gewässern der Umgebung von Budapest im Monat Mai 1908 in ziemlich großer Individuenzahl vorkam. Ihre Länge beträgt 48—90 μ, der Mündungsdurchmesser 18—24 μ. In ihren Verhältnissen stimmt sie also mit jener von Daday (46) beschriebenen Art überein, welche er als *Tintinnopsis cylindrica* bezeichnete, deren Länge 40—50 μ, Mündungsdurchmesser 12—15 μ sein soll. Daß ich meine Art mit jener von Daday nicht identifiziere, hat in folgendem seinen Grund: 1. Das Gehäuse besteht aus einer mit Methylenblau sich intensiv färbenden, also mucinartigen Substanz, wie das Gehäuse der *Tintinnidium*-Arten, das Gehäuse von *Tintinnopsis cylindrica* färbt sich aber damit nicht; 2. besitzt es einen Kern wie die übrigen *Tintinnidium*-Arten, ist also ein *Tintinnidium*, welches von *Tintinnidium fluviatile* in ihrer Größe und in der Beschaffenheit des Gehäuses abweicht, nachdem sie viel kleiner ist wie *T. fluviatile*; ihr Gehäuse besteht aus einer netzartig wabigen Mucinsubstanz, in welcher Fremdkörper eingelagert sind (Bruchstücke von *Algen*, *Diatomeen* usw.), ist also so beschaffen wie das Gehäuse von *Tintinnopsis campanula* (Taf. XX Fig. 49) und nicht aus kleinen Körnchen zusammengesetzt wie das Gehäuse von *T. fluviatile*. — Die Form des Gehäuses von *T. pusillum* ist cylindrisch mit abgerundetem oder (seltener) zugespitztem geschlossenen Ende.

Der Plasmaleib ist mittels eines ziemlich langen hyalinen Stieles an den Grund des Gehäuses befestigt, Fibrillen beobachtete ich im Stiel (im Gegenteil mit *T. fluviatile*) nicht; Cilien konnte ich nur am Kragen und an der Seite dort, wo ein Peristom sich entwickelte, beobachten. Das Peristom ist so gebaut wie an anderen *Tintinniden* und ist von 16 Pectinellen umsäumt. Ich konnte einen elliptischen Kern, an einigen Exemplaren einen runden Nebenkern, in der Höhe des Mundes eine contractile Vacuole und am Ende des Tieres zwei nicht contractile Vacuolen beobachten. Die Vacuole pulsiert in 30 Sekunden.

Diese letztere ist wahrscheinlich eine dem Chitin verwandte Substanz; die chemische Beschaffenheit der anderen Gehäuse hingegen ist nicht einmal soweit bekannt.“

Aus dem Vergleich beider Gruppen der Experimente aber ergibt sich, daß die Grundsubstanz der Gehäuse einzelner *Tintinniden* nicht chitinös sein kann, weil sich dieselben nicht nur in heißen Mineralsäuren, sondern auch in heißen, ja sogar kalten Alkalien lösen. Unter den Gehäusen bestehen jedenfalls chemische Verschiedenheiten, sie unterscheiden sich von einander nicht graduell, sondern substantiell, was das verschiedene Verhalten gegen Xanthoproteinreaktion und der Unterschied in der Färbbarkeit beweist. Die Fremdkörper sind zum Teil Kiesel- und Kalkplättchen, zum größten Teil sind sie aber organische Produkte, die mit der Grundsubstanz der Gehäuse übereinstimmen.

Wird die chemische Natur jener *Tintinniden*-Gehäuse, welche aus einem eiweißartigen Stoff zu bestehen scheinen, mit jenen der von Awerinzew (147, 148) studierten *Rhizopoden* verglichen, so ergibt sich als Unterschied zwischen beiden das Verhalten gegen das Millon'sche Reagens. Die *Rhizopoden*-Gehäuse geben diese Reaktion, jene der *Tintinniden* aber nicht. Auf Grund dieser Tatsache glaube ich annehmen zu können, daß die Substanz der Gehäuse der *Tintinniden* und *Rhizopoden* nicht identisch ist. Obgleich nun in dieser Hinsicht bezüglich der *Tintinniden* noch gar manches zu erforschen ist, denke ich doch, daß mich meine Befunde berechtigen, auszusprechen, daß das Gehäuse von mehreren *Tintinniden* nicht aus Chitin, sondern aus irgend einem dem Keratin ähnlichen Eiweißderivat bestehen dürfte.

Nach dieser Schilderung der chemischen Beschaffenheit der Gehäuse will ich nun 1. ihre Entwicklung und 2. ihre Beziehung zum Plasmaleib besprechen.

Die Entwicklung der Gehäuse. Wie erwähnt, lassen sich hinsichtlich der Konsistenz die Gehäuse in zwei Gruppen teilen. Zur ersten Gruppe gehören die gallertartigen schleimigen Hülsen der *Tintinnidium*-Arten; zur zweiten die kompakten, elastischen Gehäuse der übrigen *Tintinniden*. Von diesen ist die Entwicklung der gallertigen Hülse von *Tintinnidium* bekannt. G. Entz sen. (57) hat die Entwicklung der gallertigen Hülse von *Tintinnus* (*Tintinnidium*) *fluviatile* beobachtet und beschrieben. Hiernach wird die neue Hülse durch das Tier in einigen Minuten ausgeschieden und hat die Form eines Fingerhutes. Anfänglich hat sie die Konsistenz einer Gummiarabikumlösung (p. 187), später wird die Substanz

zäher und wächst wahrscheinlich an der Mündung dadurch weiter, daß dort wiederholt Ring- oder Röhrenteile ausgeschieden werden (p. 196). Die Entwicklung eines festen Gehäuses wurde von Schweyer (131) beobachtet. Hiernach bildet sich am obersten Körperteil gleich unter den Peristompectinellen des neuen Sprößlings ein Ring aus einer mit dem Gehäuse übereinstimmenden Substanz, welche mit dem Gehäuse identische Struktur besitzt. Genannter Forscher hält diesen Ring für den ersten Anfang des sich neu entwickelnden Gehäuses.

Diese beiden Angaben — die von Entz sen. und jene von Schweyer — sind die einzigen bis heute bekannten Aufzeichnungen über die Entwicklung der *Tintinniden*-Gehäuse. Aus beiden Aufzeichnungen ist soviel ersichtlich, daß beide Forscher das Gehäuse für ein Sekretionsprodukt der Körperoberfläche halten. Wir wissen, daß bis in die jüngste Zeit auch über die Entstehung der *Rhizopoden*-Gehäuse diese Auffassung verbreitet war; neuerdings aber hat Awerinzew (147, 148) aus seinen Beobachtungen den Schluß gezogen, daß nachdem die Gehäuse der untersuchten *Rhizopoden* zum Teil aus Keratin bestehen, sie kein Sekretionsprodukt, sondern wie Horngebilde überhaupt, durch eine chemische Umwandlung der äußersten Schicht der Körperoberfläche entstehen. Die Gehäuse der *Tintinniden* sind aber, wie oben dargestellt, in einigen Fällen gleichfalls nicht chitinös, sie bestehen vielmehr aus irgend einer anderen organischen Substanz. Es läßt sich nun fragen, ob sie nicht eventuell auch aus Keratin bestehen und durch eine Art Häutung entstehen.

Die Annahme, daß auch das Gehäuse gewisser *Tintinniden* nicht das Produkt einer Ausscheidung, sondern eher ein durch eine Art Häutung entstandenes Gebilde sei, gewinnt durch folgende Beobachtung einige Wahrscheinlichkeit.

Es ist bekannt, daß das Gehäuse einiger *Tintinniden* an der Mündung durch eine Membran geschlossen ist. Dies wurde von Fol an *Codonella cistellula* und *Dictyocysta templum*, von G. Entz sen. an *Codonella galea*, *Tintinnopsis lacustris*, *Codonella polymorpha* und *Dictyocysta templum* nachgewiesen. G. Entz sen. betont, daß diese Membran als das Gehäuse schließender Deckel ebenso wie das entsprechende Gebilde anderer *Infusorien* (z. B. nach Stein von *Freia elegans*) nicht immer vorhanden ist, sondern oft fehlt. Aus Biedermann's eingehenden Studien (9, p. 10—13) wissen wir, daß eine Schließmembran an *Dictyocysta templum* und *D. elegans* (= *D. mitra*) nicht nur am Aufsatz vorhanden ist, sondern den Körper des Tieres gleich einem Hüllmantel vollständig umgibt und an der Spitze

des Gehäuses, sowie an der Ursprungsstelle des Aufsatzes an das Gehäuse befestigt sei und von hier sich bis zu dem von G. Entz sen. beschriebenen Schließapparat sich fortsetzt. Das gleiche beobachtete ich an *Dictyocysta templum* (Taf. XVII Fig. 8) und besonders schön ausgebildet an mit Eisenhämatoxylin gefärbten *Codonella cistellula* (Taf. XVII Fig. 10), *C. nationalis* [1]) und *C. perforata* (Taf. VIII Fig. 14; Taf. XVI Fig. 5; Taf. XVII Fig. 12), an welchen die Anhaftungsstelle in Form eines prächtigen mit Eisenhämatoxylin schwarz gefärbten Ringes erschien (Taf. XVII Fig. 12). Aus der Tatsache, daß diese Membran, wie schon G. Entz sen. (57 p. 210) und Daday (45, p. 487) bemerkten, bisweilen vorhanden ist, oft aber fehlt, läßt sich schließen, daß sie eigentlich kein beständiges, sondern ein Gebilde ist, welches sich nur zeitweilig entwickelt. Dieses Gebilde aber dürfte etwa dadurch zustande kommen, daß auf dem Körper des Tieres zeitweilig membranöse Gebilde abgeschieden werden, d. h. daß sich das Tier zeitweilig häutet. Für die Richtigkeit dieser Auffassung spricht die Beobachtung, daß an dem Gehäuse der *Rhabdonellen* die Streifen des Gehäuses (Taf. IX Fig. 15) in derselben Zahl vorkommen und in derselben Richtung verlaufen, wie an der Körperfläche des Tieres (Taf. XII Fig. 2), dagegen spricht aber, daß die Struktur der *Dictyocysta*-Gehäuse dieselbe ist, wie jene der anderen *Tintinniden*, weiterhin, daß die Gehäuse eben jener *Tintinniden*, welche die Xanthoproteinreaktion geben, nach ihrer feineren Struktur aber jenem Typus entsprechen, welche als Ausscheidungsprodukte zu betrachten sind, wie z. B. das Gehäuse von *Cyttarocylis Ehrenbergii*. Wenn wir nun annehmen, daß sich gewisse Gehäuse durch eine Art Häutung bilden, können wir uns nicht nur die Entstehung ihrer chemischen Substanz, sondern eventuell auch ihr Dickenwachstum durch Aufeinanderlagerung abgeworfener Plasma-(Pellicula-)Schichten erklären. Ferner können wir durch diese Annahme auch die Entwicklung jener Gehäuse, z. B. von *Petalotricha* und der *Dictyocysta* erklären, die durch das Abscheiden von nacheinander gebildeten Ringen nicht erklärt werden kann.

Schließklappe. Die Mündungsöffnung der *Tintinniden*-Gehäuse wird häufig durch eine mit Fremdkörperchen bedeckte eigentümliche Schließklappe verschlossen. Ähnliche, die Mündung von *Tintinnopsis lacustris* halb schließende Membran hat G. Entz sen. (57, p. 199) ab-

[1]) Eine die Mündung verschließende Membran fand ich auch an einigen Exemplaren von *Codonella galea* (Taf. XVII Fig. 15), *Tintinnus acuminatus* (Taf. XII Fig. 3) und *Dictyocysta mitra* (Taf. XII Fig. 9).



gebildet und beschrieben, Daday (45) und Fol (65) aber von marinen Arten. Eine solche Schließklappe habe ich an *Tintinnopsis ventricosa* häufig beobachtet (Taf. VIII Fig. 7). Von *Tintinnopsis sinuata* schreibt Brandt (11, p. 58), daß er häufig Exemplare fand, deren Gehäuse an ihrer Mündung wie durch einen kuppelförmig vorspringenden Pfropfen verschlossen waren, aber ein vortrefflich konserviertes Tier enthielten. Brandt fügt hinzu, daß diese Gebilde nur mit der Teilung in Zusammenhang zu bringen und deshalb interessant sind, weil sie über die Bildung der Gehäuse einen Aufschluß geben. Die „Klappe“ besteht nämlich aus ebenso großen Fremdkörperchenstücken und aus derselben Substanz wie das fertige Gehäuse. Hieraus schließt Brandt, daß die agglutinierten Gehäuse von *Tintinniden* ebenso entstehen, wie in „entsprechenden Fällen“ das Gehäuse der *Thalamophoren.* Diese Erklärung kann ich nicht für zutreffend halten. Es wurde nämlich schon von Fol (66, p. 59) beobachtet, daß sich der Rand der Mündung des Gehäuses von *Tintinnopsis ventricosa*, wenn sich das Tier in das Gehäuse zurückzieht, einwärts biegt und dadurch das Gehäuse schließt. Da sich aber, wie allbekannt, an dem Rand dieses kragenförmigen Gehäuseteils immer viele Fremdkörperchen ablagern (Taf. VIII Fig. 11, 16), so wird, wenn sich nun das Gehäuse schließt, aus diesen Fremdkörperchen eine die Öffnung schließende Klappe gebildet. An lebenden Exemplaren von *Tintinnopsis ventricosa* habe ich dieses Schließen der Klappe öfters beobachtet (Taf. VIII Fig. 7), denke aber, daß dies mit der Bildung des neuen Gehäuses nicht in Zusammenhang zu bringen sei, vielmehr halte ich es für eine ebensolche Schutzabschließung gegen ungünstige äußere Einwirkungen, wie die Bildung der Cysten.

Über die Bildung der Gehäuse können vielleicht die kürzesten und deshalb wohl die jüngsten Exemplare einigen Aufschluß geben, so besonders gewisse fingerhut- oder kesselförmige Formen von *Tintinnopsis lacustris.* Bei diesen fand ich (61, p. 264), daß sich das Gehäuse dem Körper des Tieres vollständig anschließt. Es ist klar, daß sich, wenn das Gehäuse durch die Körperoberfläche gebildet wird, bei der Entwicklung des Gehäuses nicht nur der Kragen beteiligt, der Zuwachs kann hingegen nur am Kragenteil erfolgen, da das kesselförmige Gehäuse am anderen Ende geschlossen ist. Es muß jedoch bemerkt werden, daß die Entwicklung der bloß aus Ringen bestehenden Gehäuse, wie sie Schweyer (131) schildert, gleichfalls vorkommen mag. Zu dieser Auffassung berechtigt die Erfahrung, daß jungen, noch dem Mutterleib aufsitzenden Knospen nur ein einem Ringteil entsprechendes Gehäuse zukommt, welchem sich

dann bei dem Weiterwachsen des Sprosses neue Ringe eines Spiralbandes anschließen können; solche Gehäuse haben z. B. *Cyttarocylis* (*Coxliella*) *ampla*, *Coxliella helix*, *Tintinnopsis campanula* usw. Es muß indessen bemerkt werden, daß der Umstand, daß ein Gehäuse ganz aus einem Band besteht, oder daß ein Teil, z. B. dessen unterer Teil, ein zusammenhängendes Gefäß bildet und bloß das offene Mündungsende bandartig gebaut ist, oder aber das ganze Gehäuse überhaupt keine Bänderung aufweist — nicht als Art- — noch weniger als Gattungsmerkmal betrachtet werden kann, eben infolge der verschiedenen Möglichkeit der Gehäusebildung. Es läßt sich konstatieren, daß z. B. in der *Cyttarocylis*-Gruppe zwischen *Cyttarocylis Ehrenbergii* und *Cyttarocylis* (*Caxliella*) *annulata* und *ampla* alle denkbaren Übergänge vorhanden sind; die erwähnten Übergänge verknüpfen sich so allmählich, daß man sie überhaupt für keine selbständigen Arten, ja nicht einmal für Varietäten halten kann, da die Form, der Aufbau und die Struktur des Gehäuses in diesen Fällen davon abhängt, in welchem Stadium sich der Teilungssprößling vom Muttertier loslöste und wie weit zu jener Zeit die Entwicklung des Gehäuses vorgeschritten war. Wollten wir nun diese Formen alle als selbständige Arten oder Varietäten unterscheiden, so könnte es leicht vorkommen, daß man die Teilungssprößlinge desselben Exemplars einer Art je nach der Form des Gehäuses in verschiedene Arten, ja sogar Gattungen, z. B. in *Cyttarocylis* und *Coxliella*, einreihen müßte und zwar darum, weil, wie wir wissen, bei der Teilung der eine Sprößling das alte Gehäuse behält, der andere aber sich ein neues bauen muß; der eine behält z. B. das alte einheitliche *Cyttarocylis*-artige Gehäuse, während der andere sich ein neues aus einem Spiralband bestehendes *Coxliellen*-artiges Gehäuse baut.

Das Wachstum der Gehäuse. Wenn auch nicht alle, so kann wenigstens ein Teil der Gehäuse der Länge nach weiterwachsen. Auf den Verlauf des Zuwachses läßt sich aus den verschieden langen Formen einer und derselben Art mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit schließen. Dies nimmt auch SAND und mit ihm auch FAURÉ-FREMIET an, nach dessen Auffassung das Gehäuse von *Tintinnidium inquilinum* durch Intussusception sich vergrößert (64, p. 24).

Wenn man die kürzesten, nach meiner Meinung auch jüngsten Formen aus der Reihe des *Tintinnopsis campanula* oder *T. beroidea* (Taf. IX Fig. 2; Taf. VIII Fig. 12) betrachtet, kann man wahrnehmen, daß deren Gehäuse dem Körper eng angeschlossen ist. Bei längeren (vermutlich älteren) Exemplaren wächst der Körper gleichsam aus dem Gehäuse heraus und zwar hauptsächlich auf diese Weise, daß

sich am hinteren Körperteil ein kleiner Stiel bildet. Hierdurch ist der Kragenteil des Tieres frei geworden und wird von dem alten Gehäuse nicht mehr umgrenzt (Taf. XII Fig. 4 u. 7). Nun sammeln sich an der Mündung des Gehäuses viele Fremdkörper (Taf. XII Fig. 4; Taf. VIII Fig. 16), welche dann den aus dem Gehäuse herausragenden Teil des Tieres in Form eines Kragens ganz umgeben, wodurch sich ein Ring bildet. Darauf scheint das Tier wieder weiter zu wachsen und da sich dieser Prozeß wiederholt, schließt sich dem einheitlichen Wohnfach ein aus Ringen — Spiralband — bestehender Aufsatz an.

Auch an *Codonella orthoceras* scheint der geringelte, bzw. aus einem Spiralband bestehende Aufsatz offenbar in dieser Weise zu entstehen. Doch mit der Abweichung, daß sich am Körperende kein Stiel entwickelt, sondern der ganze Körper wächst der Länge nach. Den Detritusring traf ich hier besonders charakteristisch entwickelt (Taf. VIII Fig. 6, 13, 16) an.

Die geringelten Exemplare von *Cyttarocylis Ehrenbergii*, bzw. *Cyttarocylis* (*Coxliella*) *ampla* und *Cyttarocylis* (*Coxliella*) *annulata*, sowie *Tintinnus subulatus* mögen auch als Beispiele dienen. Davon, daß auch das Gehäuse von *Cyttarocylis Ehrenbergii* in dieser Weise, d. h. durch Ansatzringe fortwächst, kann man sich dadurch überzeugen, daß sich unter den ungeringelten Exemplaren auch solche finden, an deren Oberfläche sich keine Spur von Ringen wahrnehmen läßt; wenn man diese aber in optischem Schnitte betrachtet, kann man deutlich einzelne Ringe unterscheiden, welche das Gehäuse aufbauen (Taf. X Fig. 5). Es ließe sich vielleicht behaupten, daß diese geringelten und ungeringelten Gehäuse vorschiedenen Arten angehören. Doch dem widerspricht die Beobachtung, daß sich auch solche Exemplare dieser *Cyttarocylis*-Art finden, an welchen die Ringelung nur an einem Teil, eventuell nur an einer Seite wahrnehmbar ist (Taf. X Fig. 4 u. 6). Solche Formen beweisen, daß sich auch das Gehäuse von *Cyttarocylis Ehrenbergii* aus Ringen aufbaut, welche aber später zu einem einheitlichen Gehäuse verschmelzen.

Daß das Gehäuse mancher *Tintinniden* weich, ich möchte sagen plastisch ist, beweisen nicht nur die mucinartigen Gehäuse, sondern auch anscheinend starre, wie von *Cyttarocylis serrata* und *Ptychocylis Urnula*. Von der erstgenannten Form schreibt Brandt (13, p. 205), daß bei der Kontraktion des Stieles „auch das etwas weiche Gehäuse selbst verkürzt wird“. Von *Ptychocylis Urnula* sagt er (13, p. 302): „bei Zusammenziehen des Tieres wird auch das nachgiebige Gehäuse ver-

kürzt. Bei starker Kontraktion wird die Spitze emporgehoben und das Hinterende bekommt schräge Längsfalten.“ Daß *Cyttarocylis Ehrenbergii* auch so „plastisch“ biegsam ist, beweist ihr Verhalten bei der Konservierung, wo sie sich im Gegensatz zu *Codonella orthoceras* sehr leicht verzerrt, wenn man sie aus einer Flüssigkeit in die andere (z. B. aus Alkohol absol. in Xylol) überführt.

Auf diese Weise, d. h. durch Verschmelzen sich berührender Teile des Gehäuses, muß sich auch der Dorn am Gehäuse von *Cyttarocylis Ehrenbergii* gebildet haben.

Zu dieser Auffassung bin ich durch die Beobachtung gelangt, daß es unter den normalen Exemplaren, d. h. an Gehäusen mit einheitlichem Dorn, auch solche gibt, an deren Ende ein dem Dorn entsprechender Fortsatz zu bemerken ist, welcher aber keine einheitliche, sondern eine Beschaffenheit hat, wie das Gehäuse jener Exemplare, welche aus Ringen bestehen (Taf. X Fig. 6). Wenn wir annehmen, daß ein anfänglich aus gesonderten Bändern bestehendes Gehäuse zu einem einheitlichen verschmelzen kann, steht der Auffassung nichts im Wege, daß auch der Dorn in gleicher Weise, d. h. durch Verschmelzung von Ringteilen entsteht.

Daß auch das Gehäuse von manchen anderen *Tintinniden* in der Länge zu wachsen fähig sei, ist sehr wahrscheinlich, daß dies aber nicht an allen Arten der Fall sein kann, ist auch sicher; es ist nämlich möglich, daß das ganze Gehäuse gewisser Arten bloß individuellen Schwankungen unterworfen ist und deshalb, wenn sie ihre charakteristische Größe erreicht hat, nicht mehr wachsen kann. Dies bezieht sich besonders auf das Gehäuse der *Dictyocysten* und *Petalotrichen*.

Das Gehäuse einer und derselben Art kann auch in der Dicke seiner Wandung verschieden sein, was abgesehen von individueller Variation, vielleicht durch Dickenwachstum erklärt werden dürfte.

Die mit Fremdkörperchen bedeckten Gehäuse scheinen anfänglich glatt, hyalin zu sein und sind noch nicht von Fremdkörperchen bedeckt. Später erscheinen an der Mündung des Gehäuses die Fremdkörperchen (Taf. XII Fig. 4). Die Fremdkörperchen rühren nach meinen Befunden größtenteils aus den Fäcalien des Tieres her. Hierdurch wird es erklärlich, wie die Stachelchen der *Coccolithophoriden* und *Coccolithen* auf das Gehäuse von *Cyttarocylis (Coxliella) helix* (Taf. XI Fig. 7 u. 8) und anderer *Tintinniden* gelangen, ferner daß an den Gehäusen einzelner Exemplare von *Tintinnopsis lacustris* aus Dänemark ebensolche Schalenstücke von *Melosira*-Arten zu be-

merken sind, wie jene, welche sich vom Tiere verschlungen im Körperplasma finden.

Durch all' dies wird es wahrscheinlich gemacht, daß die an der Oberfläche von *Tintinniden*-Gehäusen befindlichen Fremdkörperchen aus der Nahrung, resp. aus den unverdaulichen Resten derselben herstammen.

Meine auf Bildung und Wachstum der Gehäuse bezüglichen Beobachtungen und deren Ergebnisse will ich in den folgenden Sätzen kurz zusammenfassen:

1. Die Bildung der Gehäuse läßt sich nicht auf einen Grundtypus zurückführen, es können die Gehäuse vielmehr a) durch Ausscheidung einer mucin- oder chitinartigen Substanz, b) durch eine Art von Abhäuten einer aus eiweißartiger Substanz (Keratin) gebildeten Membran zustande kommen.

2. Das Gehäuse entsteht entweder auf der ganzen Körperoberfläche (nach Art von Cysten), oder aber es kann sich aus Ringen eines Spiralbandes bilden, welche eventuell verschmelzen und durch den Kragenteil abgeschieden wurden.

3. Das Gehäuse gewisser Arten kann der Länge nach zunehmen, was durch die Tätigkeit des Kragenteils ermöglicht wird.

4. An jenen *Tintinniden*, an welchen sich eine Schließklappe befindet, umgibt dieselbe als zusammenhängende Membran den ganzen Körper des Tieres, und nur der oberste freie Rand bildet den Schließapparat. Nachdem diese Membran nicht an allen Exemplaren derselben Art vorkommt, dürfte sie sich später der Gehäusewand anschließen und auf diese Weise das Dickenwachstum des Gehäuses ermöglichen.

5. Die Grundsubstanz des mit Fremdkörperchen bedeckten Gehäuses ist hyalin und die Fremdkörperchen gelangen zum Teil aus den Fäcalien in die Substanz der Gehäuse.

6. Wahrscheinlich ist das Gehäuse verschiedener Exemplare einzelner Arten sehr verschiedenen Ursprungs, je nach Entwicklungsgang des betreffenden Individuums.

III. Morphologie und Anatomie des Plasmaleibes der *Tintinniden.*

Größe. Die Größe der *Tintinniden* schwankt in weiten Grenzen, während die kleinsten nicht einmal 40 μ erreichen (Lohmann

104), können die größten bis 750 μ lang werden (OSTENFELD 118, p. 437). BRANDT (13, p. 41—43) teilt die *Tintinniden* in kleine (30—110 μ), mittelgroße (110—220 μ) und große (220—360 μ), und diese wieder in Unterabteilungen, auf deren Besprechung ich mich aber nicht einlasse, sondern auf BRANDT's Werk verweise, wo (13, p. 41—43) auch die Größenverhältnisse der einzelnen Gattungen und Arten besprochen werden. Alle diese Angaben beziehen sich auf die Größenverhältnisse der Gehäuse; über die Größe des Plasmaleibes fehlen genaue Angaben.

Die Variation der Größe der Gehäuse.

Über die Größe der im Quarnero und Golf von Neapel vorkommenden und von mir beobachteten Arten möge folgende Tabelle auf Seite 128—131 einen Aufschluß geben.

Farbe. Die Farbe der *Tintinniden* ist gewöhnlich eine gelbliche, welche sich am Plasmaleib fleckig verteilt und von der verschlungenen Nahrung *(Diatomeen, Peridineen)* herstammt. Durch ihre dunkelgelbbraune Färbung zeichnet sich *Codonella cistellula* aus.

Form. Der Körper der *Tintinniden* ist im ganzen meist kegelförmig (Taf. XI Fig. 2; Taf. XII Fig. 2, 12; Taf. XXI Fig. 11, 15). An die von Pectinellen umkränzte Peristomfläche schließt sich der kegelförmig verjüngende Rumpf an, welcher sich gewöhnlich in einen kürzeren oder längeren Stiel fortsetzt (Taf. XII Fig. 4—5); es gibt indessen auch Arten, deren Rumpf in mehrere Zipfel ausgezogen ist, sowie auch solche, welche wie junge Formen von *Tintinnopsis lacustris* abgerundet enden und vom Gehäuse ganz eng umgeben werden. An dem Körper lassen sich mehrere Abschnitte unterscheiden: der eigentliche Rumpf, von welchem sich mit stärkerer oder schwächerer Einschnürung der Kragen abhebt (Taf. XVI Fig. 2*g*), am Rande desselben stehen die Pectinellen und umgeben das Peristomfeld, auf welchem sich exzentrisch die zum Munde führende präorale Höhle befindet (Taf. XVI Fig. 2*pi*).

Stiel. Der Rumpf der *Tintinniden* ist, wie eben gesagt, meist in einen kürzeren oder längeren Stiel ausgezogen. Dieser Stiel ist an *Cyttarocylis Ehrenbergii* ein von Anfang bis Ende gleichdickes Gebilde (Taf. XII Fig. 5; Taf. XVI Fig 2*ko*), das Ende heftet sich bei dieser Art an jener Stelle des Gehäuses an, von welcher der dornartige Fortsatz (Taf. XVI Fig. 2*tö*) entspringt; es ist an das Gehäuse ebenso wie das Körperende von den *Stentor*-Arten, d. h. mit 3—4 Zipfeln befestigt.

Dictyocysta mitra	Neapel		Brandt	
Länge	60—66 μ		60—75 μ	
Mündungsdurchmesser	48—51 μ			
Dictyocysta elegans	Lussin grande		Brandt	
Länge	70—84 μ		70—77 μ	
Mündungsdurchmesser	47—57 μ			
Dictyocysta templum	Neapel		Brandt	
Länge	57—66 μ		55—66 μ	
Mündungsdurchmesser	48 μ			
Codonella galea	Fiume 1908, IV. 16	Neapel	Lussin grande	Daday
Länge	90—96 μ	84—126 μ	90 μ	90—95 μ
Mündungsdurchmesser	48—51 μ	48—54 μ	54 μ	45 - 63 μ
Codonella nationalis	Neapel 1904, II. 11.		Brandt, Mittelmeer	
Länge	102—108 μ		100—117 μ	
Mündungsdurchmesser	84 μ		60—75 μ	
Codonella perforata	Neapel 1904, II. 11.		Brandt	
Länge	102 μ		80—85 μ	
Mündungsdurchmesser	48 μ			
Codonella cistellula var. *oceanica* (?)	Neapel	Daday	Brandt	*Oceanica* Brandt
Länge	84—90 μ	108—120 μ	90—120 μ	70—90 μ
Mündungsdurchmesser	54—60 μ	63 μ	90 μ	57 μ
Codonella amphorella	Neapel 1902, XII. 25.		Brandt	
Länge	111 μ		82—100 μ	
Mündungsdurchmesser	50 μ			
Codonella orthoceras	Neapel		Brandt	
Länge	200—215 μ		215—315 μ	
Mündungsdurchmesser	62—77 μ			
Tintinnopsis beroidea	Neapel 1903, I. 9.		Brandt	
Länge	66—81 μ		40—75 μ	
Mündungsdurchmesser	36 μ		25—35 μ	
Tintinnopsis lacustris	Budapest	Dobersdorf Brandt	Jül Sö (Dänemark)	Kolozsvár Entz sen.
Länge	40—80 μ	63 μ	41—78 μ	42—66 μ
Mündungsdurchmesser	37—40 μ			30—45 μ
Tintinnopsis campanula	Neapel		Brandt	
Länge	150—180 μ		135—175 μ	
Mündungsdurchmesser	90—96 μ		90—110 μ	
Tintinnopsis campanula var. *infundibulum* (?)	Neapel			
Länge	126—210 μ			
Mündungsdurchmesser	60—72 μ			
Tintinnopsis ventricosa	Fiume 1908, II. 16.		Neapel 1901, I. 6.	
Länge	80 μ		84—90 μ	
Mündungsdurchmesser			36—48 μ	
Größte Breite	78 μ			

Tintinnopsis nucula	Neapel 1902, XII. 21.		DADAY
Länge	30—36 μ		45 μ
Mündungsdurchmesser	30—36 μ		36 μ
Tintinnopsis nucula var. (?)	Neapel 1902, XII. 21.		
Länge	36 μ		
Mündungsdurchmesser	18 μ		
Tintinnopsis Lobiancoi	Neapel		DADAY
Länge	60—102 μ		270 μ
Mündungsdurchmesser	36—42 μ		45 μ
Tintinnopsis Davidoffii	Fiume 1908, V. 9.		DADAY
Länge	252—288 μ		165—190 μ
Müdungsdurchmesser	48 μ		50—60 μ
Tintinnopsis cylindrica	Budapest, Lágymányos		DADAY
Länge	72—152 μ		40—50 μ
Mündungsdurchmesser	28—40 μ		12—15 μ
Cyttarocylis cassis	Lussingrande	Neapel	BRANDT var. a DADAY
Länge	198—230 μ	195 μ	180—195 μ
Mündungsdurchmesser	123—139 μ	150 μ	
Cyttarocylis cassis var. *magna*	Lussingrande		BRANDT
Länge	282 μ		280—325 μ
Mündungsdurchmesser	132 μ		
Cyttarocylis plagiostoma	Neapel XII. 19.		DADAY
Länge	192 μ		135 μ
Mündungsdurchmesser	156 μ		117 μ
Cyttarocylis serrata	Neapel 1904, III. 19.		BRANDT
Länge	130—320 μ		230—335 μ
Mündungsdurchmesser	99 μ		
Cyttarocylis Ehrenbergii var. *adriatica*	Lussingrande	Neapel	BRANDT
Länge	219—372 μ	201—312 μ	225—333 μ
Mündungsdurchmesser	90 μ	84—120 μ	
Cyttarocylis Ehrenbergii var. *Claparèdei*	Lussingrande		BRANDT
Länge	378—390 μ		310—390 μ
Mündungsdurchmesser	90 μ		
Cyttarocylis Ehrenbergii forma *curta*	Neapel		
Länge	130 μ		
Mündungsdurchmesser	99 μ		
Coxliella helix	Lussingrande	Neapel	BRANDT, Neapel
Länge	75—230 μ	66 μ	200 μ
Mündungsdurchmesser	40—46 μ	42 μ	45—55 μ
Coxliella annulata	Lussingrande	Neapel	BRANDT
Länge	240 μ	177—234 μ	315—400 μ
Mündungsdurchmesser	90 μ	96 μ	90—95 μ

Xystonella Trefortii	Neapel		Brandt
Länge	380 μ		280—500 μ
Mündungsdurchmesser	64 μ		54 μ Daday
Xystonella paradoxa	Neapel 1902, XII. 25.		Brandt
Länge	194 μ		180—240 μ
Mündungsdurchmesser	50 μ		
Ptychocylis undella	Lussingrande		Brandt
Länge	100 μ		95—110 μ
Mündungsdurchmesser	54 μ		72 μ
Ptychocylis orthoceras	Neapel		
Länge	200 μ		
Mündungsdurchmesser	90—95 μ		
Rhabdonella spiralis	Lussingrande		Brandt
Länge	317—420 μ		300—440 μ
Mündungsdurchmesser	66,7—73,6 μ		
Rhabdonella spiralis var. *Hebe* (?)	Lussingrande		Brandt
Länge	225—378 μ		200—330 μ
Mündungsdurchmesser	60—69 μ		
Rhabdonella amor var. *cuspidata*	Neapel		Brandt
Länge	112,5—137,5 μ		112—130 μ
Mündungsdurchmesser	45—62 μ		43—53 μ
Rhabdonella amor var. *simplex*	Lussingrande 1902, I. 17.	Neapel	Brandt
Länge	63 μ	78 μ	75—100 μ
Mündungsdurchmesser	40 μ	44 μ	42—47 μ
Petalotricha ampulla	Lussingrande	Neapel	Daday
Länge	132 μ	105—137 μ	116—136 μ
Mündungsdurchmesser	120 μ	108 μ	135 μ
Undella hyalina	Neapel 1902, XII. 13.		Daday
Länge	216 μ		220—240 μ
Mündungsdurchmesser	54 μ		
Undella marsupialis	Neapel 1903		Lohmann, Messina
Länge	108 μ		100—110 μ
Mündungsdurchmesser	50 μ		
Undella Claparèdei	Neapel 1902, XII. 19.		Brandt
Länge	72—75 μ		57—75 μ
Mündungsdurchmesser	40—45 μ		
Undella heros var. *c.*	Neapel 1902, XII. 4.		Brandt
Länge	240 μ		210 μ
Mündungsdurchmesser	80 μ		
Tintinnus minimus	Neapel		
Länge	40—50 μ		
Mündungsdurchmesser	8—10 μ		
Tintinnus acuminatus	Neapel 1903, II.		Brandt
Länge	204—312 μ		200—370 μ
Mündungsdurchmesser	21—36 μ		

Tintinnus subulatus	Lussingrande		Brandt	
Länge	230—322 μ		270—380 μ	
Mündungsdurchmesser	46 μ			
Tintinnus bulbosus	Neapel 1903, I. 7.		Brandt	
Länge	108—120 μ		93—125 μ	
Mündungsdurchmesser	27—30 μ			
Tintinnus tuberculatus	Neapel		Daday	
Länge	72 μ		60 μ	
Mündungsdurchmesser	36 μ		30 μ	
Tintinnus angustatus (?)	Fiume 1908, V. 9.		Daday	
Länge	126 μ		135—144 μ	
Mündungsdurchmesser	45 μ		42—48 μ	
Tintinnus inquilinus	Lussingrande	Neapel	Daday	
Länge	90—100 μ	66—118 μ	88—108 μ	
Mündungsdurchm. vorn	27 μ	24—25 μ	30—40 μ	
„ hinten	10 μ	9—10 μ	16—20 μ	
Tintinnus lusus undae	Lussingrande	Neapel	Brandt	
Länge	181—314 μ	144—192 μ	170—220 μ	
Mündungsdurchm. vorn	48—55 μ	42—48 μ	50—68 μ	
„ hinten	30—32 μ	30 μ	26—40 μ	
Tintinnus lusus undae var. *tubulosus*	Lussingrande 1897, IV. 29.	Neapel	Ostenfeld	
Länge	160 μ	144 μ	120—150 μ	
Mündungsdurchm. vorn	33 μ	36 μ	32—36 μ	
„ hinten	23 μ	30 μ	24—30 μ	
Tintinnus Fraknóii	Lussingrande	Neapel	Daday	
Länge	225—467 μ	378 μ	360—410 μ	
Mündungsdurchm. vorn	51—60 μ	39 μ	66—88 μ	
„ hinten	30—36 μ	30 μ	35—65 μ	
Tintinnus emarginatus	Neapel 1903, I. 8.		Brandt	
Länge	168—312 μ		200—270 μ	
Mündungsdurchm. vorn	36—66 μ		27—50 μ	
„ hinten	12—48 μ		16—48 μ	
Tintinnus amphora var. *Dadayi*	Neapel 1903, I. 17.		Daday	
Länge	72—96 μ		72 μ	
Mündungsdurchmesser	36—48 μ			
Tintinnus Steenstrupii	Lussingrande	Fiume	Neapel, Br.	Norwegen, Br.
Länge	171 μ	144 μ	120—130 μ	170—200 μ
Mündungsdurchmesser	33 μ	36 μ	14 μ	4 μ
Tintinnidium pusillum	Budapest, Átlósút 1908, V. 7.			
Länge	48—90 μ			
Mündungsdurchmesser	18—24 μ			
Tintinnidium fluviatile	Budapest 1908. IV. 14.		Entz sen., Kolozsvár	
Länge	108—126 μ		100—300 μ	
Mündungsdurchmesser	42 μ		40 μ	
Tintinnidium semiciliatum	Budapest		Sterki	
Länge	100—120 μ		bis 400 μ	
Mündungsdurchmesser	42 μ		35 μ	

Wie erwähnt, hat nicht eine jede Art einen Stiel, so z. B. ist der Körper von *Undella Claparèdei* mit mehreren Zipfeln an das rundliche Gehäuse befestigt, wie dies auch die Abbildung Daday's (45, Taf. 19, Fig. 1) lebensgetreu zeigt. An anderen Arten, z. B. bei *Petalotricha ampulla* (Taf. XI Fig. 2), bei den *Dictyocysta*-Arten (Taf. XI Fig. 4; Taf. XII Fig. 12), bei *Codonella cistellula* usw. ist der Stiel oft bloß ein kleiner Zipfel, so daß er kaum als Stiel zu benennen ist. Im allgemeinen läßt es sich sagen, daß der Stiel für jene Arten charakteristisch ist, welche in langausgezogenen Gehäusen wohnen, wie z. B. *Tintinnus Fraknói*, *Cyttarocylis Ehrenbergii.* Allein von dieser Regel gibt es auch Ausnahmen, denn obzwar das Gehäuse mancher neapolitaner Exemplare von *Codonella orthoceras* ziemlich lang war (Taf. VIII Fig. 6), saß das Tier darin trotzdem auf keinem langen Stiel, vielmehr war der Körper lang ausgezogen und mit 4—5 Zipfelchen ungefähr so befestigt, wie Daday *Undella Claparèdei* zeichnet. Ihm ähnlich hat Daday (Taf. 21 Fig. 7) *Petalotricha ampulla* abgebildet und ich selbst habe ein Exemplar von *Cyttarocylis serrata* ähnlich befestigt beobachtet. Die kurzen, sagen wir jungen Exemplare sonst langgestielter Formen besitzen keinen Stiel, sondern sind unmittelbar am Grunde des Gehäuses befestigt, wie die Arten mit gedrungenem Gehäuse überhaupt. Aus dem Umstand, daß nicht sämtliche Arten, ja auch nicht alle Exemplare einer und derselben Art einen Stiel besitzen, läßt sich schließen, daß der Stiel kein so wesentlich ergänzender Teil des *Tintinniden*-Körpers ist, wie jener der *Vorticellinen*, sondern daß derselbe nur ein ähnlicher Fortsatz des Körperendes ist, wie die kürzeren oder längeren Stiele der *Stentor*-Arten, welche sich offenbar zufolge des sich im Gehäuse abspielenden Lebens entwickelt hat und den Formenverhältnissen derselben anpaßte.

Wie eben gesagt, sind die *Tintinniden* in mannigfacher Weise an das Gehäuse befestigt. *Codonella orthoceras*, *Petalotricha ampulla* und *Undella Claparèdei* wurden schon besprochen; diese Reihe kann ich noch durch folgende ergänzen: *Tintinnus Fraknói* pflegt sich ca. in $^2/_3$ der Gehäuselänge mit einem langen Stiel zu befestigen. *Tintinnus lusus undae* ist am aboralen Rand des Gehäuses mit langem Stiel befestigt; *Tintinnus inquilinus* ist eben da, aber nur mit einem kleinen Zipfel oder aber mit kürzerem oder längerem Stiel angeheftet (Taf. XIII Fig. 11). *Codonella cistellula* ist, gleich *Petalotricha ampulla*, mit einem kleinen Zipfel an die kleine Vertiefung des Gehäusegrundes angeheftet oder sie sitzt auf einem kurzen Stiel. *Dictyocysta templum* ist mit längerem oder kürzerem Stiel oder nur mit einem Zipfel an

den Grund des Gehäuses befestigt (Taf. XI Fig. 4), *Dictyocysta elegans* hat keinen Stiel (Taf. XII Fig. 12), *Rhabdonella spiralis* ist mit längerem oder kürzerem Stiel am Ende des Gehäuses befestigt, ist das Gehäuse am Ende offen, so steht oft das Ende des Stieles heraus und man sieht daran die wirbelnden Cilien. *Cyttarocylis cassis* sitzt an einem in den Körper allmählich übergehenden Stiel am Grunde des Gehäuses. *Coxliella helix* sah ich mit längerem Stiel am Grunde des Gehäuses befestigt. — *Codonella Biedermanni* scheint, nach konservierten Exemplare zu schließen, am vorderen Ende des Fortsatzes mit kurzem Stiel befestigt zu sein; *Tintinnus amphora* traf ich mit genug langem Stiel an der Seite des Gehäuses befestigt. *Cyttarocylis serrata* hat einen konischen, lang ausgezogenen Körper, der unbemerkbar in den am Grund des Gehäuses befestigten Stiel übergeht. *Tintinnopsis campanula* (Taf. XII Fig. 9) sitzt auf einem langen Stiel, welcher an der Spitze des hohlen Gehäusefortsatzes befestigt ist. *Tintinnopsis beroidea* ist entweder am Grund des Gehäuses befestigt (Taf. VIII Fig. 11; Taf. X Fig. 2) oder sitzt auf einem Stiel. *Tintinnopsis Davidoffii* fand ich an einem langen, im hohlen Gehäusefortsatz befestigten Stiel. *Tintinnopsis ventricosa* war mit einem kleinen Stielchen am Grund des Gehäuses befestigt; in einigen Fällen aber bemerkte ich, daß vom Rande des Kragens hyaline Plasmafäden entspringen, die an der Außenseite des Gehäuses sich anhaften; *Codonella galea* saß am Grund des Gehäuses oder an einem kurzen Stiel (Taf. XVII Fig. 15); *Undella hyalina* war mit 3—4 Zipfelchen ohne Stiel am Grunde befestigt, oder der Körper ging ganz allmählich in den am Grund des Gehäuses befestigten Stiel über; *Cyttarocylis Trefortii* haftete sich mit einem langen Stiel an den hohlen Fortsatz des Gehäuses (Taf. IX Fig. 3); eine kleine *Tintinnide,* die ich als *Tintinnus minimus n. sp.*[1]) bezeichne, saß auf einem langen Stiel; *Undella paradoxa* hatte einen langen Stiel (Taf. XII Fig. 1); bei *Ptychocylis* (*Rhabdonella*) *amor* hatten kleine Exemplare keinen Stiel, die längeren aber saßen an einem kürzeren oder längeren Stiel (Taf. XII Fig. 2); *Tintinnus bulbosus* haftete sich

---

[1]) Dies ist die kleinste *Tintinnide,* welche ich kenne, ihre Länge beträgt 40—50 μ, ihr Mündungsdurchmesser 8—10 μ. Die Form des Gehäuses war cylindrisch mit zugespitztem Ende, ihre Substanz hyalin, deren Struktur ich nicht wahrnehmen konnte, mit einigen Fremdkörperchen (Taf. IX Fig. 4). Das Tier hatte ungefähr die Form von *Cyttarocylis Ehrenbergii,* welches auf Taf. XII Fig. 5 abgebildet ist. Es war mit ziemlich langem hyalinen Stiel am Grund des Gehäuses befestigt. Vacuolen, Fibrillen beobachtete ich nicht und konnte auch die Zahl der Pectinellen und Kerne nicht bestimmen. Neapel, 1904, II. 24.



mit einem langen Stiel am Grund des hohlen Gehäusefortsatzes (Taf. XIII Fig. 10); *Tintinnopsis nucula* (?) war stiellos (Taf. XIII Fig. 9).

Das Peristom. Das Peristomfeld mancher Arten steht in normalen Verhältnissen nahezu rechtwinklig zur Längsachse des Rumpfes (Taf. XVI Fig. 2; Taf. XXI Fig. 1, 3, 5, 10, 11); an anderen Arten. z. B. *Tintinnus lusus undae* (Taf. XVI Fig. 3; Taf. XXI Fig. 7, 15) und *Tinnus Frakónii* ist die Fläche des Peristomfeldes. besonders wenn sich das Tier in das Gehäuse zurückzieht, im Verhältnis zur Längsachse schief situiert. Im allgemeinen läßt sich sagen, daß das Peristomfeld der *Tintinniden* gewöhnlich etwas schief zur Körperachse gestellt ist.

Der Kragen. Der Peristomalteil besteht aus dem Peristomfeld und aus dem dasselbe umgebenden Kragen, welcher von Fauré-Fremiet gut dargestellt wird (64, p. 229, Fig. 1 *Bp*). Der Kragen (Taf. XVI Fig. 2*g*; Taf. XVII Fig. 2*g*) ist eigentlich der vordere Teil des Rumpfes und von demselben durch eine stärkere oder schwächere Einschnürung getrennt (Taf. XXI Figg. 1, 3, 11, 15); an der Innenseite des Kragens läuft eine spiral verlaufende Furche, die Spiralfurche (Taf. XV Fig. 6*gy*; Taf. XVII Fig. 11*gy*), welche an einem Punkt sich vertieft und jene exzentrisch gelegene Vertiefung bildet, welche zur Mundöffnung führt (Taf. XVI Fig. 2*pi*) und als präorale Höhle bezeichnet wird (G. Entz sen., 57, p. 190). Der mittlere Teil des Peristomfeldes ist gewölbt und bildet jenes Organ, welches von Stein (133, p. 152) als „Stempel“ bezeichnet wurde (Taf. XVI Fig. 2*d*).

Wie an jenen Längsschnitten (Taf. XVI Fig. 3) ersichtlich ist, an deren Innenseite die erwähnte Furche sichtbar wird, ist der Kragen nicht gleichmäßig dick, das Proximalende ist von der Furche gleichsam ausgehöhlt und deshalb dünner (Taf. XXI Fig. 11) als das Distalende (Taf. XVI Fig. 3); dort aber, wo die Furche allmählich in die präorale Höhle übergeht, ist der Durchmesser des Kragens von der Basis bis zum distalen Ende ganz gleich (Taf. XVI Fig. 2*g*).

An dem Kragen kann man die äußere konvexe und die innere konkave Seite unterscheiden, an welch letzterer die Spiralfurche verläuft. Das Plasma des Kragens zeichnet sich — wie G. Entz sen. (57, 58) und Daday (45) bemerken — durch seine, schon am lebenden Tiere sichtbare fein granulierte Struktur aus (Taf. XXI Fig. 10. 12, 17). An Schnitten läßt sich diese Struktur des Plasmas gut wahrnehmen (Taf. XVII Fig. 5) und scheint von kleinen Kügelchen

hervorgebracht zu sein, im äußeren Teil sind die „Bacteriodkörperchen" eingebettet (Taf. XV Fig. 1, 2 *b*; Taf. XXI Fig. 1, 10, 12, 17).

Der Stempel. Die Mitte des Peristomfeldes nimmt der von Stein als Stempel bezeichnete, kegelförmig emporsteigende Körperteil ein, an welchem sich zwei Abteilungen unterscheiden lassen und zwar 1. das Frontalfeld und 2. die Seitenteile. Das ganze Peristomfeld wird mit einer Pellicula überzogen, welche sich an der Grenze der erwähnten Abteilungen bricht, einknickt und dadurch dort besonders gut sichtbar wird. Cilien befinden sich auf dem Peristomfelde nicht, was an den Schnitten das Fehlen der Basalkörperchen beweist. Auf dem Frontalfeld sind Streifen wahrzunehmen, Falten der Pellicula, unter welchen die von der Basis der „paroralen Zahnlamellchen" entspringende Fibrillen hinziehen. Der Rand von drei dieser Falten ist dort, wo er sozusagen gerade über der Mundöffnung zu liegen kommt, etwas vorspringend und bildet eine Lamelle, die man als „Lippe" bezeichnen könnte.

Der Stempel erhielt seinen Namen von Stein (133, p. 152) wegen seiner eigentümlichen, charakteristischen Bewegung. Ich habe die Tätigkeit des Stempels unzähligemal beobachtet, aber gefunden, das lebhafte Bewegungen stets nur an solchen Exemplaren sichtbar sind, die sich augenscheinlich nicht wohl befinden. An ganz frisch aus dem Plankton genommenen Exemplaren steht der Stempel starr, ich könnte vielleicht sagen er ist wie der Stengel der turgescierenden Kräuter steif, regungslos, und an den beobachteten Tieren begann die erregte, fast „nervöse" Bewegung desselben erst nach gewisser Zeit, weshalb ich diese Bewegung, sowie auch das Zusammenziehen des Stieles für keine normale, sondern für eine krankhafte Erscheinung halte. Einen Stempel habe ich an allen beobachteten *Tintinniden*, also auch an *Petalotrichen*. wahrgenommen.

Die präorale Höhle. Die präorale Höhle bildet eine wie an den Querschnitten ersichtlich am Distalende hufeisenförmige, tiefer halbmondförmige und ganz in der Tiefe nierenförmige, trichterförmig sich verengende Röhre (Taf. XVI Fig. 2 *pi*), dessen konvexe Seite gegen die Körperwand, die konkave gegen den Stempel gerichtet ist. Sie verläuft gerade und ihre Länge beträgt $^1/_4$—$^1/_2$ der ganzen Körperlänge, ihr größter Querdurchmesser dort, wo sie am engsten wird, ist bei *Cyttarocylis Ehrenbergii* ca. $^3/_8$ der Peristombreite. Am unteren Ende der präoralen Höhle liegt der sich fest schließende Mund, welcher, wie schon G. Entz sen. beobachtete (57, p. 396), in den sygmoidal gebogenen, kurzen Schlund führt (Taf. XVI Fig. 2 *ga*). Fol berichtet (66, p. 39, 40), daß der Schlund von *Petalotricha*

ampulla in einer kropfartigen Ausstülpung liegt, welche Behauptung von Daday (45, p. 501) bestätigt und Brandt (13, p. 339) übernommen wurde. Ich habe zwar zahlreiche (gewiß mehr wie 100 —200) Exemplare dieser Art untersucht, aber dieses Gebilde nie wiedergefunden; nach der Abbildung Daday's möchte ich darauf schließen, daß ihm ein Individuum vorlag, dessen an das Gehäuse befestigte Körper abnorm in zwei Lappen geteilt war. Es kann übrigens auch möglich sein, daß dieses kropfartige Gebilde dadurch verursacht wurde, daß das betreffende Exemplar ein sehr großes Nahrungsstück verschlungen hat, oder aber, daß es bereits im Absterben begriffen war, da sich unsere Tiere oft autotomieren. So viel steht jedenfalls fest, daß der Kropf nicht zu den konstanten Organellen der *Petalotricha* zu rechnen ist, bloß nur zufällig vorkommen kann.

Die präorale Höhle, sowie der Mund und Schlund sind außerordentlich dehnbar, weshalb die *Tintinniden* im Verhälnis zu ihrer Körpergröße imstande sind, wahrhaft riesige „Bissen“ zu verschlingen.

Pectinellen. Das Peristomfeld wird von großen Cilienlamellen, den sog. adoralen Pectinellen, umsäumt. Sie sollen, nach Clarapède und Lachmann (20, p. 195), mehrere Spiralwindungen bilden, und ziehen über das konkave Peristomfeld in den exzentrisch gelegenen Mund. Stein (133, p. 152, 154) ist der Meinung, daß die Pectinellen von *Tinitinnus inquilinus* und *Tintinnus* (*Tintinnidium*) *fluviatilis* eine von rechts nach links gewundene Spirale beschreiben und daß die Reihe der in einen Kranz angeordneten Pectinellen an einer Stelle und zwar dort unterbrochen sei, wo sich die Pectinellen in den Schlund ziehen. Haeckel (74) konnte nicht entscheiden, ob die Pectinellen des Peristoms in einem geschlossenen Ring, oder in einer Spirale angeordnet sind. An der Abbildung Sterki's (134) bildet das Peristom von *Tintinnus* (*Tintinnidium*) *semiciliatus* 15—20 schief angeordnete Pectinellen, welche in einem geschlossenen Kranz nebeneinander stehen. Fol (65, 66) spricht von einem geschlossenen Kranz. G. Entz sen. (57, p. 393; 58, p. 189) ist der Meinung, daß die Pectinellen einen offenen Kranz bilden. „An der Stelle, wo sich die Wimpern des linken Endes der adoralen Spirale in schiefer Richtung zum Munde hinabziehen, muß natürlich eine wenn auch noch so verborgene Unterbrechung vorhanden sein.“ Er selbt vermochte dies an entwickelten Tieren nicht zu beobachten, bloß an dem in Entwicklung begriffenen Peristom der Sprößlinge, wo es sich ganz deutlich zeigt. Daday (45, p. 497) betont zwar, daß bei der Entwicklung des Peristoms, worauf schon G. Entz sen. hingewiesen

hatte, die adoralen Pectinellen eigentlich eine Spirale bilden müssen, ist aber dennoch der Ansicht, daß die Pectinellen an entwickelten *Tintinniden* einen geschlossenen Kranz bilden. Bütschli (18, p. 1733) ist der Meinung, daß die Pectinellen des Peristoms wenigstens anscheinlich in einem geschlossenen Kranz stehen. Jüngst wurde von Schweyer (131) angeführt, daß der adorale Membranellenkranz (an *Titinnus Fraknóii*) keine vollständig geschlossene Spirale bildet und ihre Unterbrechung dort bemerkbar sei, wo die Membranellen in den „Schlund“ ziehen.

Nach Fauré-Fremiet wird das Peristom von *Tintinnidium inquilinum* (64, p. 233) von 20 großen Pectinellen umgeben, welche an der Peripherie des Kragens (bourrelet péristomien) entspringend schief gegen das Peristom verlaufen. Jedes dieser Membranellen ist, wie Membranellen bei hypotrichen *Infusorien*, aus an ihrem Grunde vereinigten großen Cilien gebildet, welche zumeist auch zusammenschlagen; die äußeren sind am längsten (30 μ), welche in ihrer Größe gegen die Mitte zu abnehmen so daß die innersten nur 20 μ lang sind. Basalkörperchen hat er nicht beobachtet, bemerkt aber, daß jede Membranelle von seinem Nachbar durch ein steifes, gebrochenes Stäbchen getrennt ist, welche am Peristomsaum in den intermembranellen Zwischenräumen stehen.

Die adoralen Pectinellen sind so angeordnet, daß die voneinander gleich weit inserierten Pectinellen einen vollständigen Kreis bilden. Deshalb könnte man glauben, wenn man *Tintinnidium inquilînum* betrachtet, daß es einen zirkulären Pectinellenkranz besitzt und keinen spiralen, wie jenes von *Strombidium*, welches auch den Typus der *Tintinniden* darstellt. Dies ist aber nur der Anschein, denn tatsächlich beschreiben auch hier die Membranellen eine linksgewundene Spirale, wie bei den *Strombidien* und *Heterotrichen* überhaupt.

Diese zum Teil sich widersprechenden Angaben lassen eine sorgfältige Untersuchung des Peristoms der *Tintinniden* für sehr wünschenswert erscheinen. Nachdem sich aber die Frage, ob der Pectinellenkranz geschlossen oder offen sei, wohl am besten an Querschnitten entscheiden läßt, untersuchte ich Schnitte des Peristoms an folgenden Arten:

Tintinnus Fraknóii,
„ *lusus undae*,
„ *subulatus*,
Tintinnopsis campanula (Taf. XV Fig. 3, 4, 6),
Undella hyalina,
Cyttarocylis Ehrenbergii (Taf. XV Fig. 1, 2, 5).

An all diesen Arten fand ich in der Pectinellenreihe keine Unterbrechung, also anscheinend überall einen geschlossenen Spiralkranz ebenso, wie auch an jenen Präparaten, an welchen sich das Peristom beim Präparieren vom Körper abgelöst hat (*Cyttarocylis Ehrenbergii, Tintinnopsis ventricosa, Tintinnidium pusillum*). Auch an lebenden Tieren habe ich das entwickelte Peristom als einen anscheinend stets geschlossenen Spiralkranz gefunden. Nach den Querschnitten geurteilt, bilden die Pectinellen des Peristoms einen linksgewundenen Spiralkranz, dessen Enden sich berühren und zufolgedessen den Anschein eines Pectinellenkreises darbieten, sowie es von Entz sen., Schweyer und jüngst von Fauré-Fremiet beschrieben wurde.

Die Zahl der Pectinellen wird von den Forschern, wie dies aus nachstehender Zusammenstellung ersichtlich ist, sehr verschieden angegeben:

Haeckel (74) 15—20,
Sterki (134) 15—20,
Fol (65, 66) 20—24 (an den Abbildungen 19 und 23).
G. Entz sen. (56, 57) 16—30,
Daday (45) 16, 18, 20, 22, 24,
Jörgensen (81) 16, 18,
G. Entz jun. (61) 16, 18, 20,
Brandt (13) 16, 18, 20, 22, 24,
Fauré-Fremiet (64) 20.

Ich selbst fand an Querschnitten, an welchen die Zahl genau festzustellen war, 16, 18, 20 Pectinellen und zwar an folgenden Arten:

Tintinnopsis campanula 20 (Taf. XV Fig. 3).
Codonella orthoceras 18,
Tintinnus subulatus 18,
„ *lusus undae* 18.
Undella Claparèdei 18,
Cyttarocylis Ehrenbergii 16 (Taf. XV Fig. 1).

An Präparaten in toto zählte ich:

Tintinnopsis ventricosa 20,
„ *nucula* 18,
Codonella orthoceras 18.

An lebenden Exemplaren fand ich:

Tintinnopsis inquilinus 18.
„ *lusus undae* 18,
Tintinnopsis ventricosa 20,

Dictyocysta templum 18,
„ *mitra* 18,
Codonella cistellula 16,
Cyttarocylis cassis 16—18,
Petalotricha ampulla 16—18.

Im allgemeinen führten meine Untersuchungen zu dem Resultat, daß sich die Zahl der Pectinellen eigentlich nur an Querschnitten sicher bestimmen läßt. Solange sich die Zählung der Pectinellen nicht auf Querschnitte gründet, läßt sich auf die Zahl in der Systematik kein großes Gewicht legen. Wie aus obigen ersichtlich, scheint die Zahl zumeist 16, 18 zu sein, kann aber auch 20, 22, 24, vielleicht auch mehr betragen.

Hinsichtlich der Form der Pectinellen ist die Ansicht der Autoren sehr verschieden. Nach HAECKEL (74) sind es lange geißelförmige Gebilde; STERKI (134) beschreibt sie als messerklingenförmige Lamellen mit ausgefranstem Rand. Über die peristomialen Cilien von *Tintinnidium fluviatile* schreibt G. ENTZ sen. (57), daß es flachgedrückte Pectinellen sind, deren Rand auch unter normalen Verhältnissen gleich Reiherfedern in Fäden aufgelöst ist. Nach DADAY (45, p. 492) sind die adorolen Pectinellen sämtlicher *Tintinniden* große, messerklingenförmige, flachgedrückte Pectinellen, deren Rand sich in die von G. ENTZ sen. erwähnten feinen Fäden zerfasern können. Von den Pectinellen der *Petalotricha ampulla* bemerkt er (45, p. 498), daß sie Streifen zeigen, und er nimmt an, daß diese Streifen die nachfolgende Zerfaserung andeuten. Die Pectinellen von *Petalotricha* sind insofern interessant, als sie nach den Abbildungen von FOL auf einer Seite fein gezähnt sind.

Zahnlamellen. Meine Untersuchungen an verschiedenen Arten ergeben, daß die Pectinellen sowohl der Süßwasser-, als auch an marinen Arten nach demselben Schema gebaut sind. Die Form aller erinnert an eine spitze, lange Messerklinge (Taf. X Fig. 2; Taf. XI Fig. 2, 4), an deren einem Rande sich kleine Zähne befinden, während der andere ganzrandig ist und wie dunkel schatiert erscheint. An einzelnen Arten sind die Pectinellen den Zähnchen entlang gespaltet, wodurch sie Reiherfedern gleichen, wie dies G. ENTZ sen. von *Tintinnidium fluviatile* erwähnt. An den Pectinellen sämtlicher *Tintinniden* sind von den Zähnchen bis zur Basis der Pectinellen hinziehende Streifen sichtbar, die von den kleinen Lamellchen (Zahnlamellchen, primitive Pectinellen, Pectinellen erster Ordnung) herrühren, aus welchen die großen Pectinellen zusammengesetzt sind. So beschreibt auch FAURÉ-FREMIET (64, p. 233) ihre

Struktur. Der Querschnitt der großen Pectinellen bildet keine gerade Linie, sondern einen Bogen, welcher aber an einem Ende stärker eingebogen ist als an einem anderen (Taf. XV Fig. 2). Diese Einbiegung und Krümmung verursacht, daß die Pectinellen an jenem Rande, wo die Krümmung größer ist, dunkler erscheinen, da hier, infolge der Biegung, zwei Schichten übereinander zu liegen kommen, während den anderen Rand nur eine Schicht bildet. Aber nicht nur die großen Pectinellen sind an ihrer Ursprungsstelle so eingebogen, sondern auch eine jede kleine primitive Pectinelle (Taf. XVIII Fig. 13—16), infolgedessen sich an einer jeden großen Pectinelle dunklere Streifen zeigen (Taf. XVII Fig. 9; Taf. XVIII Fig. 12*fl*). Dies ist an den Schnitten der Pectinellen größerer Arten z. B. an *Petalotricha* (Taf. XVIII Fig. 12*fl*) gut sichtbar, während an kleinen Arten diese Struktur nur durch die Längsstreifung der Pectinella angedeutet wird. Die Zahnlamellchen gehen von zwei Reihen von Basalkörperchen aus (Taf. XVI Fig. 1, 2; Taf. XVIII Fig. 18, 19). Aus jeden dieser Basalkörperchen entspringt eine fadenförmige Cilie und zwei solche Cilien werden durch eine vollständig durchsichtige Membran zusammengefaßt, die nun zusammen die einzelnen Zahnlamellchen oder primitive Pectinellen bilden, demzufolge die Reihen sich zu je einer Pectinelle (zweiter Ordnung) verbinden. Von den Basalkörperchen der Pectinellen entspringen Fibrillen, die in das Plasma des Kragens dringen und zu der präoralen Höhle laufen (Taf. XVII Fig. 4, 5). Diese Fibrillen scheinen sich am Grunde der Spiralfurche zu einem Kranz zu vereinigen. Ein Teil derselben setzt sich an der Oberfläche des Stempels fort und zieht unmittelbar unter der Pellicula bis in die Tiefe der präoralen Höhle. Am tangentialen Längsschnitte von einem Exemplar des *Cyttarocylis Ehrenbergii* habe ich von den Basalkörperchen der großen Pectinellen ausgehende und den Kragen schief durchsetzende Fibrillen beobachtet (Taf. XIV Fig. 10—38).[1])

Die einzelnen Pectinellen erheben sich von der Oberfläche des Kragens, folgen sich in regelmäßigen Intervallen und sind alle in denselben Winkel gebogen und zwar so, daß der von ihnen ent-

[1]) Ich will hier bemerken, daß von Bezzenberger (150) von den Peristompectinellen ausgehende und für Myoneme gehaltene ähnliche Fibrillen bei einigen *Balantidium*-Arten (z. B. in *Balantidium giganteum* und *Bal. gracile*) beobachtet wurden. Ebensolche Fibrillen hat auch Prowazek (166) an den ventralen Cirren von *Euplotus harpa*, Günther aber (154, 155) an den *Ciliaten* des Wiederkäuermagens nachgewiesen. Ähnliche Myoneme hat auch Thon (169) bei *Didinium* gefunden, bei welcher sie ebenfalls von der Basis der Pectinellen entspringen.



blößte Kragen ebenso aussieht, wie die nicht völlig geschlossene Irisblende des Mikroskopes (Taf. XVII Fig. 2). Eine Abbildung von solch einem Kragen gibt STERKI in seiner trefflichen Abhandlung über *Tintinnidium semiciliatum*. Dieser Stellung der Pectinellen ist es zuzuschreiben, daß sich dieselben, wenn sie sich schließend übereinander legen, mit ihren Rändern ebenso decken, wie die Lamellen der kegelförmigen Irisblende, wenn man den Apparat schließt.

Die Länge der Pectinellen ist je nach den Arten verschieden; stets sind sie aber ebenso, oder annähernd so lang, wie der Durchmesser des Peristoms. Dies ermöglicht es, daß die Pectinellen, wenn sie sich schließen, das bekannte „Zelt“ über dem Peristomfeld bilden (Taf. XII Fig. 7). Bei dem zeltartigen Schließen, sowie, wenn man das offene Peristom von der Seite betrachtet, sieht man die elegante sigmoidale Krümmung der einzelnen Pectinellen.

Deckplättchen und Begleitkämme. Der Rand des Peristoms ist, wie schon CLAPARÈDE bemerkte (20, Pl. 8 Fig. 12, 14), in feine Läppchen gegliedert. Bei stärkerer Vergrößerung und an Schnitten zeigt es sich, daß diese Läppchen eigentlich eigentümliche halbmondförmige, membranartige Gebilde sind, die dadurch zustande kommen, daß sich am Kragen, neben jeder Pectinelle, eine halbmondförmige Lamelle erhebt (Taf. XVI Fig. 2, 3), welche ich, da sich die Pectinellen stets neben einem solchen Plättchen erheben, als Deckplättchen, respektive, da sie sich neben den Pectinellen bis in die präorale Höhle hineinziehen, und die Pectinellen sozusagen begleiten, als Begleitkämme bezeichne (Taf. XXI Fig. 5). Diese Deckplättchen und Begleitkämme sind bei den einzelnen Arten in verschiedener Weise entwickelt. Bei *Cyttarocylis Ehrenbergii* (Taf. XVI Fig. 2*k*; Taf. XVII Fig. 4, 5; Taf. XXI Fig. 1, 3, 10) sind es sichelförmige Gebilde, in welchen zahlreiche Bacterioidkörperchen liegen (Taf. XVII Fig. 5). Ebenso geformt sind dieselben auch bei *Petalotricha ampulla* (Taf. XVIII Fig. 12, 19 *k*), sowie bei nahestehenden Arten mit dem Unterschied, daß ich bei manchen Arten keine Bacterioidkörperchen beobachtete. Es sind dies folgende Arten:

Undella Claparèdei,
Cyttarocylis cassis,
Tintinnopsis beroidea,
„ *ventricosa*,
Dictyocysta templum,
Codonella galea,

sowie folgende Süßwasserarten:

Tintinnidium fluviatile,
" *semiciliatum,*
Tintinnopsis cylindrica,
" *lacustris.*
Bei *Tintinnus inquilinus,*
" *lusus undae,*
" *Fraknóii*

sind die Deckplättchen und Begleitkämme gleichfalls membranös, allein in jeder sind um einen Mittelpunkt stark lichtbrechende Körperchen gelagert, die sich in Eisenhämatoxylin sehr stark färben (Taf. XVII Fig. 7); G. Entz sen. (56, p. 409) hat ebensolche Gebilde von *Tintinnus ganymedes,* Daday (Taf. 45, Taf. 28, Fig. 1, 17) aber von *Tintinnus Fraknóii* und *Undella hyalina* beschrieben und abgebildet.

Von diesem Typus verschieden sind die Deckplättchen und Begleitkämme von *Tintinnopsis campanula* (Taf. XII Fig. 7; Taf. XV Fig. 3; Taf. XVI Fig. 1; Taf. XXI, Fig. 2, 4, 13), bei *Cyttarocylis* (*Coxliella*) *helix* und *Tintinnopsis Davidoffii,* deren Deckplättchen gestielte Gebilde sind mit kolbenförmig verdicktem Ende, in welchem sich um einen Mittelpunkt stark lichtbrechende Körperchen gruppierten. Ganz ähnliche kolbenförmige Gebilde hat Haeckel (74) von *Codonella cistellula* beschrieben. An dieser Art habe ich aber gefunden, daß die Deckplättchen nicht kolbenförmig, sondern lamellöse Gebilde sind, in welchen zerstreute stark lichtbrechende Körperchen liegen und von deren Oberfläche sich Cilien (Taf. XVII Fig. 7) erheben.

Faßt man all diese Angaben zusammen, so gelangt man zur Überzeugung, daß die neben Pectinellen der *Tintinniden* befindlichen Gebilde, die Deckplättchen und Begleitkämme, teils membranös, teils kolbenförmig sind; einige sind mit Cilien bedeckt, andere nicht. Sowohl die membranösen als auch die kolbenförmigen können verschieden ausgebildet sein und zwar.

1. als hyaline Deckplättchen ohne Körner; derart sind sie an den Süßwasserarten *Tintinnidium semiliciatum* (nach Sterki's Abbildung), *Tintinnidium fluviatile, Tintinnopsis cylindrica, Tintinnopsis lacustris,* ferner an folgende marinen Arten: *Tintinnopsis ventricosa, Tintinnopsis beroidea, Undella Claparèdei, Codonella galea, Cyttarocylis cassis, Dictyocysta templum;*

2. in den Deckplätttchen befinden sich Bacterioidkörperchen: *Cyttarocylis Ehrenbergii;*

3. in den Deckplättchen liegen um einen Mittelpunkt mehrere Kügelchen:

Tintinnus inquilinus,
„ *lusus undae,*
„ *Fraknói,*
„ *Ganymedes*
(nach der Abbildung G. Entz sen.),
Undella hyalina (nach Daday).

Die kegelförmig verdickten Deckplättchen sind zweierlei und zwar

1. solche, die ebensolche, zahlreiche kleine Kügelchen enthalten, wie das Plasma des Kragens und die an der Oberfläche Cilien tragen. Derart sind die Deckplättchen von *Codonella cistellula* (Taf. XVII Fig. 10);

2. solche, in welchen einige, ebensolche größere Kügelchen vorkommen, wie in der letzten Gruppe der membranösen. Die Basis dieser kegelförmigen Gebilde ist schmäler und oben verdickt. Ihr Längsschnitt gleicht einem gestielten Kreis. Ihr Querschnitt ist eine gestielte Ellipse, von der Seite gesehen sind sie keulenförmig. Derart sind die Deckplättchen von *Tintinnopsis campanula* und *Tintinnopsis Davidoffii.* Daß all diese Gebilde untereinander homolog sind, ist wohl unzweifelhaft, fraglich ist aber, mit welchen Organellen der übrigen *Ciliaten* sie homolog sind. Schon Claparède und Lachmann (20, Pl. 8 Fig. 12, 14) hatten zwar beobachtet, daß der Rand des Peristoms ausgekerbt ist, doch war Haeckel (74) der erste, der diese Gebilde an *Codonellæ galea* genau beschrieb; er spricht auch die Vermutung aus, daß sie Tastorgane seien; über ihre Homologie gibt er aber nichts an. Fol (66, p. 34 und 52) betont, daß der Rand des Peristoms der *Tintinniden* einem Zahnrad gleiche. G. Entz sen. (56, p. 392) bemerkt, daß der Rand des Peristoms regelmäßig gelappt sei und die Lappen können je nachdem das Peristom sich verengt oder öffnet kürzer oder länger erscheinen. Dasselbe erwähnt auch Daday (45, p. 496) und betont, daß die Zahl der Lappen mit derjenigen der Pectinellen übereinstimmt. Eingehender wurden diese Gebilde von Schweyer (131) besprochen. Nach diesem Forscher sitzen am Rande des Peristoms zahlreiche Protoplasmafortsätze mit glänzenden Körperchen an ihrer Basis. Er gibt an, daß an der Basis der Membranellen den tentakelartigen Gebilden der *Suctorien*, besonders aber des *Mesodinium* ähnliche Gebilde vorkommen, welche an einigen Arten in Köpfchen, an anderen

keulenförmig endigen. Ihre physiologische Rolle ist sehr zweifelhaft. In der Tat ist die Ähnlichkeit der Deckplättchen der *Tintinniden* und der an der Basis des Cirrenkranzes von *Mesodinium* sich erhebenden Gebilden sehr groß, doch kann diese Ähnlichkeit auf Konvergenz beruhen.

Auch an anderen *Ciliaten* wurden ähnliche Gebilde beobachtet. So beschrieb Kowalewski von *Stilonychia* (163) eigentümliche lamellenartige Gebilde, die sich im Schlunde zwischen je zwei Pectinellen erheben. Diese Gebilde scheinen aber noch weiter verbreitet zu sein: so sind zwischen den Wimperreihen der an die *Ciliaten* so auffallend erinnernden Spermatozoiden von *Zamia* (150) und *Ginko* (158, 159) ebenfalls solche plasmatische Erhebungen zu beobachten Nach meinem Dafürhalten dürften diese Gebilde ursprünglich jenen „Falten“ der Körperoberfläche entsprechen, welche sich zwischen den Cilienreihen in der Regel zu entwickeln pflegen, wie dies von H. N. Maier (164, Taf. 4 Fig. 10 a—c) vom *Stentor* abgebildet wurde. Bei den *Tintinniden* kommen derlei Gebilde (ursprünglich Falten der Pellicula und des darunter befindlichen Plasma) gleichfalls vor und setzen sich auch am Peristomfeld fort; im Einklang mit der kräftigen Entwicklung der Pectinellen entfalten sie sich hier zu kolossalen Dimensionen und erscheinen in Form seitlich zusammengedrückter membranöser Gebilde.

Die kernartigen Gebilde des Kragens von *Tintinnopsis campanula*, welche sich, wie bereits erwähnt, mit Eisenhämatoxylin sehr intensiv färben, sind in den keulenformigen Gebilden in linsenförmigen Feldchen angeordnet: in tangentialen Längsschnitten erscheinen sie als Scheibchen von Körnern, welche um einen größeren Kern angeordnet sind, in Quer- und sagittalem Längsschnitt aber als eine Körnergruppe von elliptischer Form. Die keulenförmigen Gebilde setzen sich auf der Seite der Spiralfurche fort und dringen an Größe und Zahl allmählich abnehmend in 4, 3, 2 Reihen in die präorale Höhle (Taf XV Fig. 3, 4). Die inneren Reihen derselben sind meines Erachtens jene Gebilde, welche Schweyer mit den Cirren von *Suctorien* namentlich *Mesodinium* verglichen hat. Von Haeckel wurden diese keulenförmigen Gebilde für Tastorgane gehalten, was jedoch ziemlich unwahrscheinlich erscheint; die Pectinellen sind nämlich beträchtlich länger als diese, weshalb Fremdkörper unbedingt zuerst mit den Pectinellen in Berührung kommen müssen, dann erst mit diesen Gebilden. Schweyer kennt ihre physiologische Rolle nicht. Nach meiner Vermutung dürfte ihre Funktion mit dem pelagischen Leben in irgendeinem Zusammenhang stehen.

Was die rundlichen Körperchen innerhalb der keulenförmigen Gebilde betrifft, kann ich bemerken, daß dieselben bei dem Absterben des Tieres zusammenfließen und in dieser Hinsicht dem Myelin sich ähnlich verhalten. An der Innenseite des Kragens setzen sich, wie erwähnt, die keulenförmigen Gebilde fort und lassen sich samt den Pectinellen in die präorale Höhle verfolgen (Taf. XVI Fig. 2 *k* Taf. XVII Fig. 2 *k*).

Das Studium von Quer- und Längsschnitten überzeugte mich, daß sich die Pectinellen und ihre Begleitkämme, welche an jeder Seite des Peristomkranzes stehen, dort, wo sich die präorale Höhle in den exzentrischen Mund senkt, bis in die Tiefen dieser Höhle sich verfolgen lassen. Pectinellen und Begleitkämme senken sich direkt, d. h. ohne Berührung des Stempels durch die präorale Höhle zum Mund. Solche Pectinellen zählte ich bei 9 *Cyttarocylis Ehrenbergii*, *Petalotricha ampulla* und *Tintinnopsis campanula* (Taf. XV Fig. 6). Allein auch von diesen neun Reihen konnte ich nicht alle bis in die Tiefe der präoralen Höhle verfolgen, sondern nur vier, die übrigen wurden, je nach ihrer Entfernung von der präoralen Höhle, allmählich immer kürzer, so daß die letztere Reihe nur bis zum Grund der Spiralfurche reichte (Taf. 17 Fig. 2, 3). Es sei noch bemerkt, daß die Pectinellen und Begleitkämme in ihrem Verlauf keine gerade, sondern — ihrer kranzförmigen Anordnung entsprechend — eine spiralig gebogene Linie beschreiben. Da die Pectinellen in ihrem ganzen Verlauf von den Kämmen begleitet werden, lassen sich diese an jenen Arten, bei welchen die Begleitkämme von keulenförmigen Gebilden vertreten werden, wie bei *Tintinnopsis campanula*, bis in die präorale Höhle verfolgen (Taf. XV Fig. 4, 6; Taf. XVI Fig. 1.)

Die Zahnlamellen der Pectinellen (primäre oder primitive Pectinellen) stehen in Längsreihen und zwar ungefähr so angeordnet, wie die Strahlen der Federfahne. Da aber jener Körperteil (der Kragen und die präorale Höhle), welchen die Zahnlamellchen in einer zusammenhängenden Reihe umsäumen, nicht eine Ebene bildet, sondern sich wiederholt knickt und sich dann plötzlich einsenkt, müssen sich die Zahnlamellen dort, wo ihre Basis wie gebrochen wird, in einzelne Komplexe teilen, ebenso wie sich die Strahlen der Federfahne in Komplexe teilen, wenn man den Kiel beugt. Die Reihe der Pectinellen ist nun an zwei Stellen gebrochen: zwischen dem äußeren und inneren horizontalen und dem vertikalen Teil des Kragens. Durch diese zwei Brüche wird die Pectinellenreihe in drei Portionen geteilt, in eine äußere, mittlere und innere. Dieser Teilung folgen auch die Begleitkämme. Durch diese Aufteilung der gesamten

Pectinellen in drei Gruppen entstehen größere adorale (Taf. XVI Fig. 2*pa*), kürzere parorale (Taf. XVI Fig. 2*pp*), und die zwischen beiden gelegenen mesoralen Gruppen von Zahnlamellen (Taf. XVI Fig. 2*pm*). Schweyer (131) bezweifelt die Existenz der paroralen „Cilien“ und behauptet, daß an deren Stelle jene Gebilde sitzen, welche er mit den Anhängen von *Mesodinium* vergleicht. Sowohl Präparate in toto als auch Schnitte liefern den Beweis, daß obgleich die von Schweyer erwähnten Gebilde vorhanden sind, auch die paroralen Zahnlamellchen nicht fehlen, nur daß dieselben Pectinellen und nicht fadenförmige Cilien sind. Es könnte noch fraglich sein, ob diese drei Gruppen der Zahnlamellchen an dem ganzen Peristomumkreis oder nur entlang jener Pectinellen ausgebildet sind, welche in die präorale Höhle dringen. In dieser Hinsicht bieten die Querschnitte genügenden Aufschluß, an denselben zeigen sich rings um den Kragen die einwärts gelegenen paroralen Zahnlamellchen. Auch an den Querschnitten von *Tintinnopsis campanula* (Taf. XV Fig. 3, 4. 6) sind die keulenförmigen Gebilde rings um den Peristomkranz sichtbar und stehen an jenen Stellen, wo sich die Pectinellen unmittelbar in die präorale Höhle fortsetzen, in drei Reihen. Dort aber, wo dieselben tief in die präorale Höhle eindringen, zeigt sich unter diesen drei Reihen noch eine vierte Reihe keulenförmiger Gebilde. Sowohl an lebenden, als auch an Präparaten in toto kann man sich davon überzeugen, daß die Pectinellen rings um das Peristomfeld überall in drei Systeme geteilt sind, doch muß ich bemerken, daß sich an Querschnitten (Taf. XV Fig. 1—3) nirgends eine Unterbrechung in der Reihe der Zahnlamellchen wahrnehmen läßt. Als Ursache dieser Erscheinung dürfte angenommen werden, daß sich die Pectinellen nur während ihrer Tätigkeit in drei Gruppen teilen, in der Ruhe aber sich ohne bemerkbare Unterbrechung aneinander schließen.

Auch die in die präorale Höhle eindringenden Pectinellen sind aus Zahnlamellchen (primitive Pectinellen) zusammengesetzt, welche aus je zwei Cilien bestehen; die einzelnen Zahnlamellchen aber haben ihre Selbständigkeit insofern bewahrt, als sie ihre vorragenden Spitzen zu bewegen, aus- und einwärts zu krümmen vermögen, wodurch die Täuschung entsteht, als ob in die präorale Höhle hintereinander stehende Zahnlamellchen eindringen möchten. Schon Fol (65, 66) hat dies beobachtet, jedoch mit der Annahme erklärt, daß das ganze Peristomfeld Cilien trägt. So viel ist richtig, daß mehrere Reihen von Zahnlamellchen in die präorale Höhle eindringen, aber nicht alle 16, 18, 20, 22, 24 Pectinellenreihen,

sondern es übertreten das Gebiet des Kragens im ganzen nur neun, und von diesen dringen bis in die Tiefe der präoralen Höhle nur vier Reihen, da die anderen nacheinander wegbleiben.

Nach DADAY trägt *Petalotricha* statt den „paroralen Cilien“ eigentümliche lamellöse kammartige Gebilde (45, p. 499). Sowohl an Schnitten und Präparaten in toto, als auch an lebenden Tieren habe auch ich ähnliche Gebilde, wie sie DADAY zeichnet (45, Taf. 21 Fig. 12). beobachtet, welche aber nichts anderes sind, als Zahnlamellchen mit einwärts gebogenen Spitzen. An Schnitten von *Petalotricha ampulla* läßt sich konstatieren, daß auch diese Art — ihre Größe ausgenommen — mit den übrigen *Tintinniden*, welche vermöge ihrer geringeren Größe zum Studium weniger geeignet sind, durchaus übereinstimmend gebaut ist (Taf. XVIII Fig. 12, 18, 19).

Die Pellicula. Der ganze Körper ist von außen mit einer dünnen Pellicula umgeben, die in Längs- und Querschnitten als ein zusammenhängendes Häutchen von ca. 0,1 μ Dicke erschien, welches sich intensiver färbt. Ich betone, daß die Pellicula den ganzen Körper samt dem Kragen und Stiel und, wie an den Schnitten von *Petalotricha* (Taf. XVIII Fig. 12) und *Cyttarocylis Ehrenbergii* (Taf. XVI Fig. 2) ersichtlich ist, auch das Peristomfeld bedeckt (Taf. XXI Fig. 1) und sich in der präoralen Höhle bis zu dem Mund verfolgen läßt. Schon DADAY (45, p. 490) bemerkt, daß sie in Kalilauge verschwindet und sich deshalb vom Körperplasma chemisch kaum unterscheidet.

Cilien. Hinsichtlich des Cilienkleides der *Tintinniden* geht die Meinung der Autoren sehr auseinander. Nach CLAPARÈDE und LACHMANN (20, p. 192) ist der ganze Körper der marinen *Tintinniden* mit äußerst kurzen Cilien bedeckt. STEIN (133, p. 152) hingegen behauptet, daß der Körper von *Tintinnus inquilinus* und *Tintinnus* (*Tintinnidium*) *fluviatilis* nicht mit Cilien bedeckt sei, und bloß am Rande des Peristoms finden sich kurze Borsten, die sich nicht bewegen und offenbar nur das Kriechen in der Hülse ermöglichen; an *Tintinnopsis beroidea* ziehen sich aber an der ganzen Körperoberfläche vom Peristom bis zu dem hinteren Körperende mit feinen Cilien bedeckte Furchen hin, welche durch schmale glatte Streifen getrennt sind. HAECKEL (74) berichtet, daß während der Körper von den *Dictyocysten* cilienlos sei, der von *Tintinnopsis campanula*, mit Ausnahme des Peristoms, mit dichten Reihen kurzer Cilien bedeckt sei. Ob auch bei *Codonella galea* und *Codonella orthoceras* Cilien vorkämen, konnte er nicht entscheiden. Nach STERKI (134, p. 462) ist *Tintinnus semicilatus* in ca. $^1/_3$—$^1/_2$ der ganzen Länge mit

kurzen feinen Cilien bedeckt, wie der Körper der *Stentor*-Arten, sie stehen jedoch nicht so eng nebeneinander, wie an den genannten Ciliaten, der Stiel aber, sowie auch die übrigen Teile des Körpers sind wimperlos; sämtliche Cilien schlagen nach vorn. Fol (66, p. 52) vermochte an keiner der beobachteten Arten Cilien wahrzunehmen. G. Entz sen. (56, p. 399) betont, daß man an den *Tintinniden* unter dem Namen Cilien zwei ganz verschiedene Gebilde zu bezeichnen pflegt; einesteils echte Cilien, anderenteils aber steife Borsten, welch letztere nur an denjenigen Arten vorkommen, die gallertige Hülsen bewohnen; von der Anwesenheit echter Cilien überzeugte er sich bloß bei *Tintinnopsis beroidea*, dessen Körper mit ziemlich langen, feingespitzten, abgeflachten, nach rechts und vorn gerichteten Membranellen bedeckt ist, die sich gewöhnlich eng an den Körper schmiegen und zwar in der Weise, wie die Konturfedern der Vögel. Die Cilien sind in einer von rechts nach links verlaufenden Spirale angebracht und lassen sich vom Vorderteil des Körpers bis zum Stielende verfolgen. In der Regel sind sie nur an dem rechten Rand des Tieres wahrzunehmen, am Stielende aber sind die Cilien einem Pinsel gleich zusammengedreht. Am Peristomfeld sah er hier und da Cilien aufflimmern. Nach seiner Meinung ist wahrscheinlich der Körper aller *Tintinnidien* vom Peristom bis zum Stielende mit schief, d. h. in von rechts nach links gewundenen Spiralen angeordneten Cilien bedeckt, die sich gewöhnlich eng an den Körper schmiegen und deshalb von manchen Forschern nicht wahrgenommen wurden. Außer diesen echten Cilien kommen an gewissen Arten auch steife Borsten vor.

Daday (45, p. 492—493) faßt all das, was er an Cilien der *Tintinnidien* beobachtet hat, in folgenden Sätzen zusammen:

1. Der Körper der *Tintinniden* ist ausnahmslos mit Cilien bedeckt.

2. An einzelnen besonders an *Tintinnidium*-Arten kommen zweierlei Cilien vor und zwar regellos zerstreute oder in mehreren Längsreihen stehende ziemlich steife Borsten und in spiralen Reihen angeordnete feine Cilien; außer den *Tintinnopsis*-Arten sind an allen übrigen Arten nur Cilienreihen entwickelt.

3. Auf der Körperoberfläche ziehen vom Peristom bis zum Ursprung des Stieles vier von rechts nach links laufende Spiralreihen von Cilien, die durch große Zwischenräume voneinander getrennt sind.

4. An sämtlichen marinen und wahrscheinlich auch an allen Süßwasserarten sind die Cilien nur in vier Spiralreihen angeordnet.

In seinem zusammenfassenden Werke hält Bütschli (18, p. 1734) die Ansicht von Daday für wahrscheinlich.

Nach Schweyer (131) ist der Körper der *Tintinniden* mit feinen längsgereihten Cilien bedeckt, außerdem finden sich an einzelnen Arten hier und da auch lange und kräftige Cirren.

Brandt (13, p. 15) teilt die Meinung Daday's, indem er sagt: daß „an dem etwa glockenförmigen Körper 4 spiralig verlaufende Reihen von feinen Wimpern“ anzutreffen sind.

Nach Fauré-Fremiet besitzt *Tintinnidium inquilinum* nur fünf Cilienreihen, welche am oberen Körperende mit dem Peristomrand in parallel laufenden Reihen angeordnet sein sollen (64, p. 236—237).

Wie aus dem Gesagten ersichtlich, sind die literarischen Angaben widersprechend, daß sich aus ihnen kein einheitliches Bild über das Cilienkleid der *Tintinniden* bilden läßt. Aus diesem Grunde habe ich auch dieser Frage große Sorgfalt gewidmet und habe außer den lebenden Tieren auch Präparate in toto und Schnittserien untersucht. Meine Beobachtungen will ich in folgender Tabelle darstellen:

Art mit Cilien	Beobachtet		
	lebend	Präparate in toto	Schnitte
Tintinnus amphora	+		
Codonella cistellula	+	+	+
Codonella orthoceras	+	+	
Tintinnopsis lacustris	+	+	
Cyttarocylis cassis	+	+	
Cyttarocylis Ehrenbergii	+	+	+
Petalotricha ampulla	+	+	+
Rhabdonella spiralis	+	+	
Tintinnidium fluviatile	+		
Tintinnidium semiciliatum	+		
Tintinnopsis beroidea	+	+	+
Tintinnopsis campanula	+	+	+
Tintinnus Fraknóii	+	+	+
Tintinnus lusus undae	+	+	+
Undella hyalina	+	+	+

Man sieht, daß an all diesen Arten Cilien vorhanden sind, die Zahl der Cilienreihen aber ist viel mehr als vier. An *Cyttarocylis Ehrenbergii* zählte ich an einem Drittel des Querschnittes 50 Basalkörperchen, so daß auf dem ganzen Querschnitt ca. 150 sein können und diese Summe erhielt ich auch, wenn ich die Peripherie des

Querschnittes berechnete und sie mit der Entfernung der Basalkörperchen dividierte.

An tangentialen Längsschnitten (Taf. XXI Fig. 2, 4, 12, 14) ist es ersichtlich (Taf. XVII Fig. 10, 13, 14), daß die Cilienreihen der Körperoberfläche in schiefen Linien vom Rande des Peristomfeldes ausgehen und in sehr steilen Spiralen angeordnet sind, ähnlich den Cilien der *Stentoren.* Die Cilienreihen sind an lebenden Tieren nur kurze Zeit zu beobachten, da die zarten Cilien sehr bald zugrunde gehen. Die Schnitte erweisen, daß sich bei der Konservierung besonders jene Reihen erhalten, die sich zwischen dem altem und dem sich neu entwickelnden Peristom befinden. Diese hochgradige Emppfindlichkeit der Cilien mag verursachen, daß an relativ wenigen meiner Schnitte sowohl Cilien als auch Basalkörperchen zu sehen sind, weiterhin aber auch, daß an jenen Schnitten, an welchen sie aufzufinden sind, nicht in der ganzen Peripherie, sondern nur an einigen Stellen gruppenweise zu beobachten sind. So zeigten sich z. B. an einem Schnitte 10—20 Basalkörperchen nebeneinander in ununterbrochener Reihe, an einer anderen Stelle desselben Schnittes stehen auch einige, ebenso an einer dritten und vierten, während sich dazwischen keine finden, wie dies an der Abbildung (Taf. XV Fig. 5) ersichtlich ist. Nachdem die Basalkörperchen und Cilien so strichweise vorkommen, war ich bedacht festzustellen, ob nicht etwa eine gewisse Gesetzmäßigkeit in ihrer Anordnung herrscht? Zu diesem Behufe konstruierte ich nach den Serien von Längs- und Querschnitten das Modell des Tieres, woran ich die Stelle der Basalkörperchen bezeichnete. Das Resultat dieser Zusammenstellung war, daß die Cilien im ganzen Querschnitte des Körpers und in dessen ganzer Länge vorkommen können. Auch davon überzeugte ich mich, daß nachdem der Körper der *Tintinniden*, mit Ausnahme des Peristomfeldes, überall mit dichten Reihen von Cilien bedeckt ist.

An Schnitten zeigten sich Cilien der Körperoberfläche als von je einem Basalkörperchen ausgehende fadenförmige Gebilde (Taf. XII Fig. 4, 5, 7; Taf. XV Fig. 5; Taf. XVI Fig. 1, 2; Taf. XVII Fig. 4, 7, 10, 13, 14; Taf. XVIII Fig. 18; Taf. XXI Fig. 11, 12, 13), nicht aber als Pectinellen, wie G. Entz sen. (56, p. 400) annahm. Doch muß ich erwähnen, daß ich an lebenden *Cyttarocylis cassis* gesehen zu haben glaube, daß an ihrer Körperoberfläche kleine, spitze, dreieckige Pectinellen vorkommen, deren Reihen mit der Zahl der Pectinellen übereinstimmt. Leider konnte ich von dieser Art keine Schnitte verfertigen, konnte daher die Richtigkeit oder Unrichtigkeit der Beobachtung nicht kontrollieren; aber an anderen *Tintinniden*,

z. B. an *Codonella cistellula*, konnte ich auch an konservierten Exemplaren ähnliche Gebilde beobachten (Taf. XVII Fig. 10), welche sich aber nur an einer Seite des Tieres, nämlich dort befanden, wo sich das neue Peristom entwickelte. Es ist also noch weiteren Untersuchungen vorbehalten zu entscheiden, ob die Cilien aller *Tintinniden* nur fadenförmige Gebilde sind, oder aber an gewissen (*Cyttarocylis cassis*) nicht nur Cilien, sondern auch Reihen von Pectinellen vorkommen.

G. Entz sen. erwähnt, daß an der Körperoberfläche von *Tintinnidium fluviatile* zwischen den Cilien auch steife Borsten vorhanden sind, welche ich aber nicht beobachten konnte.

Die Länge der Cilien scheint an jeder Art eine verschiedene zu sein. So z. B. beträgt an *Cyttarocylis Ehrenbergii* die Länge 2—2,5 μ (Taf. XXI Fig. 11, 12), *Tintinnopsis campanula* 3—6 μ, die Cilien letzterer Art sind also ungefähr doppelt so lang, als jene der ersteren (Taf. XXI Fig. 13). Am Kragenteil scheinen die Cilien 2—3 mal so lang zu sein, wie an der Körperoberfläche. Nicht nur der Rumpf, sondern auch der Stiel ist mit Cilien bedeckt. An *Cyttarocylis Ehrenbergii* habe ich dieses nur an lebenden Exemplaren beobachtet, an *Tintinnopsis campanula* aber auch an Schnitten. An lebenden Tieren habe ich das Herumschlagen der Cilien auch am Stiele wiederholt beobachtet, so z. B. ist einmal *Rhabdonella spiralis* mit dem Stielende aus dem hinteren in diesem Falle offenen Ende des Gehäuses herausgedrungen und daran war das Spiel der Cilien prächtig zu beobachten. An Längsschnitten von *Tintinnopsis campanula* konnte ich die Reihen der Basalkörperchen und Cilien bis zu dem Stielende verfolgen.

Basalkörperchen. Die Basalkörperchen der *Tintinniden* sind runde Gebilde (Taf. XXI Fig. 4, 11—14), ihre Größe beträgt an *Petalotricha ampulla*, *Cyttarocylis Ehrenbergii* und *Tintinnopsis campanula* 0,5 μ; sie liegen unmittelbar unter der Pellicula, scheinen sie von der Innenseite zu berühren, und die Cilien durchbohren die Pellicula.

Falten. Bei Betrachtung der Querschnitte von *Tintinniden* fällt es auf, daß der Rand derselben entweder eine unterbrochene Linie bildet, wie an *Cyttarocylis Ehrenbergii* (Taf. XV Fig. 5), oder aber es zeigen sich an derselben Falten, die dem Rand eine feine gesägte Kontur verliehen, wie an *Tintinnopsis campanula* (Taf. XXI Fig. 2, 14), auch an in toto konservierten Exemplaren von *Codonella cistellula* sind solche Falten sichtbar (Taf. XVII Fig. 10), deren einige kräftiger entwickelt zu sein scheinen, wie die übrigen. Diese Falten sind auch an den Abbildungen von *Rhabdonella Amor* (Taf. XII Fig. 2)

sichtbar. Zwischen je zwei Falten finden sich Basalkörperchen und zwar ebenso angeordnete wie nach H. N. Maier (164, Taf. IV Fig. 9 a) an *Chilodon uncinatus* und *Bursaria truncatella.* Diese Falten der Körperfläche setzen sich auf den Kragen fort und bilden meiner Ansicht nach am Rande desselben jene eigentümlichen Gebilde, die ich als Deckplättchen und Begleitkämme bezeichnet habe.

An manchen Exemplaren von *Cyttarocylis Ehrenbergii* beobachtete ich, daß von der Basis einzelner Pectinellen die Cilienreihen durchschneidende, schief verlaufende rippenartige Gebilde ausgehen, die am Körper gegen den Stiel sich ziehen und sich vom übrigen Teil des Körpers etwas abheben (Taf. XII Fig. 5). Diese Gebilde machen den Eindruck, als ob es Falten wären, nachdem ich sie jedoch nur an lebenden Exemplaren beobachtet habe, konnte ich mir über ihre Beschaffenheit kein richtiges Urteil bilden. Auch schien es mir, als ob sich diese Falten an einigen lebenden Tieren in die „Myophane“ des Stieles fortsetzten. An lebenden Exemplaren *Tintinnus lusus undae* konnte ich auch am ganzen Körper vom Peristomrand bis zur Stielspitze Falten verfolgen.

Plasma. Nach Fauré-Fremiet kann man im Plasma von *Tintinnidium inquilinum* ein homogenes, hyalines Plasma und den Mitochondrial-Apparat unterscheiden (64, p. 230—231). Letzterer besteht aus großer Zahl Sphäroplasten, d. h. sphärischen aus einem Proteinstoff bestehenden Kügelchen von ungefähr 1 μ Durchmesser, welche in die hyaline Sarcode eingelagert sind und sich durch Teilung vermehren. Diese Gebilde sollen übrigens in allen Ciliaten wahrnehmbar sein und echte celluläre Organellen darstellen. Vielleicht dürften sie mit jener von G. Entz sen. beschriebenen Protoplasmastruktur (Über einige patagonische *Protozoen,* in: Mathematische und naturwissenschaftliche Berichte aus Ungarn Bd. XXI, 1903. Erschienen: 1907, p. 98—100) identisch sein. An Präparaten in toto denke ich diese Verhältnisse beobachtet zu haben, namentlich scheint das Plasma des Kragens so gebaut zu sein.

Wie erwähnt, sind die Basalkörperchen in Ectoplasma eingebettet (Taf. XV Fig. 5), an welchem sich jedoch, wie an Serien von Längs- und Querschnitten ersichtlich, (Taf. XXI Fig. 1, 3, 5, 6, 11, 15) keine besondere Alveolarschicht und auch kein Cortikalplasma unterscheiden läßt, was auch von Fauré-Fremiet angegeben wird (64, p. 230). Die Struktur des Rumpfplasmas ist an lebenden Tieren hyalin, an konservierten ist sie aber retikuliert (Taf. XVIII Fig. 2; Taf. XXI Fig. 1) und zeigt im Kragen eigentümliche kugelförmige Gebilde (Taf. XVII Fig. 5;

Taf. XXI Fig. 1, 10, 12, 17), welche schon G. Entz sen. und Daday beobachtet haben. Die retikulierte, schwammartige Struktur des Plasmas scheint indessen nur ein grobes Netzwerk zu bilden, dessen Zwischenräume mit Flüssigkeit erfüllt sind. Die zwischen den Plasmamaschen befindlichen Höhlungen sind unregelmäßig verteilt, bloß darin scheint sich eine Regelmäßigkeit zu zeigen, daß diese Höhlungen rings um den Macronucleus kleiner sind und von hier aus scheinen sich die Höhlungen radiär anzuordnen. Jene Höhlungen, welche gleich unter der Pellicula liegen, sind gleichfalls etwas kleiner und stehen näher zueinander, als in den tieferen Schichten. In diese Höhlungen ist häufig auch die aufgenommene Nahrung wie in eine Vacuole einverleibt. Aus den Schnitten ist es ersichtlich, daß die Nahrungspartikel nicht immer von einer großen Verdauungsvacuole, sondern oft unmittelbar vom Plasma umgeben sind (Taf. XVI Fig. 2). Nahrungspartikel habe ich im Rumpf, nie im Stiel oder Kragen gefunden.

Myonemen. An *Cyttarocylis Markusovszkii* hatte Daday (45, Taf. 21 Fig. 4) gewisse gerade verlaufende, fibrillenartige Gebilde beobachtet, die von der Mittelline des Rumpfes ausgehend bis an dessen Ende — bis zum Stiel — zu verfolgen waren. Schweyer (131) hat im Stiel der von ihm untersuchten *Tintinniden*, namentlich an einzelnen *Tintinnopsis*-Arten und bei *Undella* (*Rhabdonella*) *spiralis* Myoneme beobachtet, die sich dort, wo sie in den Rumpf eindringen, verästeln. Ich habe diese Gebilde an *Cyttarocylis Ehrenbergii* (Taf. XII Fig. 5), *Tintinnidium fluviatile* und *Tintinus lusus undae*, *Ptychocylis urnula*, *Cyttaraylis denticulata* (Bergen, Norwegen 1908) studiert und gefunden, daß diese Fibrillen nicht nur am hinteren Teil des Rumpfes vorhanden sind, wie Daday berichtet, sondern auch den ganzen Stiel durchziehen. Manche derselben traf ich gabelförmig verzweigt. In ihrem Verlauf beschreiben sie keine so gerade Linie, wie sie Daday abgebildet hat, sie bilden vielmehr in ihrem Verlauf kleine Undulationen. Ihre Dicke ist überall ungefähr gleich, bloß in der Mitte des Rumpfes sind sie verjüngt und scheinen hier zugespitzt zu enden. Ihre Zahl ist nicht mit jenen der Cilienreihen, sondern ungefähr mit jenen der Pectinellen gleich; im ganzen können es etwa 16—18 sein, da ich an einer Seite 8—9 zählte. Zu erwähnen ist noch, daß ich mehreremals zu beobachten glaubte, daß einzelne dieser Fibrillen bis zu den peristomalen Pectinellen hinaufreichten.

Von anderen *Tintinniden* habe ich Fibrillen bei *Tintinnidium fluviatile* und *Tintinnus lusus undae* (Taf. XVI Fig. 4 *mi*) beobachtet. Bei *Tintinnidium fluviatile* ließen sich öfters im langen Stiel eben-

solche Fibrillen wahrnehmen wie bei *Cyttarocylis Ehrenbergii*; sie durchzogen den Stiel und endeten — einige auch verzweigt — ungefähr in der Mitte des Körpers. Einmal traf ich (1905, III. 22. Lágymányos) ein Exemplar, das, sein Gehäuse verlassend, umherschwärmte. An diesem ließ sich beobachten, daß vom hinteren Ende des stiellosen Tieres Fibrillen entsprangen, welche anscheinend mit den Pectinellen in übereinstimmender Zahl von hier bis zu der Ursprungsstelle der Pectinellen zu verfolgen waren. An *Tintinnus lusus undae* aber konnte ich Fibrillen nur im Stiel beobachten. Ferner sah ich an einem mit Eisenhämatoxylin gefärbten Exemplar von *Tintinnus Fraknóii* (Taf. XVI Fig. 3*fb*) stark gefärbte, fadenförmige Gebilde im Stiel, die indessen abweichend von den besprochenen Fibrillen nicht oberflächlich herliefen, sondern im Stielplasma eingebettet waren. Fasse ich alles von den Fibrillen Gesagte zusammen, so scheint es, daß Fibrillen selbst an derselben Art nicht immer vorkommen, und wenn sie auch vorhanden sind, können sie verschieden entwickelt sein. Der Typus des Verlaufes der Fibrillen dürfte sein, daß sich Fibrillen von den Pectinellen bis zu dem Stielende erstrecken und in gleicher Zahl mit den Pectinellen vorhanden sind. Dies läßt sich aber nur äußerst selten konstatieren, zumeist lassen sich nur in dem Stiel Fibrillen und nur einige bis zu den Pectinellen verfolgen, oder aber es lassen sich überhaupt keine Fibrillen nachweisen. Die Ursache letzterer Erscheinung dürfte mit dem Absterben in Beziehung stehen; wodurch aber verursacht wird, daß die Fibrillen sich nicht an allen Exemplaren bis zu den Pectinellen verfolgen lassen, ist mir unbekannt, und nur vermutungsweise kann ich anführen, daß dies mit der Teilung in Zusammenhang stehen kann, die, wie wir wissen, in schiefer Richtung verläuft und vielleicht die Ursache dieser Tatsache ist.

Von Daday (45, p. 581) wurden die Fibrillen von *Cyttarocylis Markusovszkyi* als myophanähnliche Streifen bezeichnet. Auch Schweyer (131) hält sie für Myophane. Dieser Ansicht kann ich mich jedoch nicht ohne weiteres anschließen, denn die Entscheidung dessen, welchen Organellen diese Fibrillen entsprechen mögen, stößt auf gewisse Schwierigkeiten. Ihre Lage im Ectoplasma ist allerdings dieselbe wie jene der Myophane von *Stentor*, allein ob sie in der Tat contractile Myophane seien, wie dies angenommen wird, läßt sich schwer beweisen.

In dieser Hinsicht muß in erster Linie das Verhalten der Fibrillen am lebenden Tier maßgebend sein. Mit Ausnahme von Stein (133, p. 152) betonen sämtliche Forscher, die sich mit lebenden *Tintinniden*

befaßten, daß das ganze Tier, besonders aber dessen Stiel, außerordentlich contractil sei; und in der Tat, wenn man *Tintinnien* längere Zeit beobachtet, machen sie mit ihren fortwährenden zuckenden Bewegungen, mit ihrem Zurückziehen und Wiederhervorstrecken aus dem Gehäuse den Eindruck, als ob hauptsächlich der Stiel das Organ wäre, welches die Contractionen verursacht. Diese Beobachtung vereint mit der Tatsache, daß im Stiel der Länge nach verlaufende Fibrillen vorkommen, machen es sehr wahrscheinlich, daß eben genannte Gebilde die Träger und Ursache der Contractilität seien. Denn „wenn man in Muskel- oder anderen beweglichen Zellen Fibrillen auffindet, so werden diese häufig als contractil bezeichnet, wobei gerade in ihnen die Ursache der Bewegung, die Quelle der entwickelten Energie vermutet wird“ (Koltzoff 162, p. 538). Allein dieser Schluß ist wie nach Koltzoff so auch nach meiner Ansicht nicht ohne weiteres zu unterschreiben, denn dieses „nervöse“ Zucken, die hochgradigen Contractionen, entsprechen durchaus nicht dem normalen Zustande. Wenn nämlich das Tier in vielem Wasser sich frei bewegen kann und sich wohl fühlt und auch seine Fibrillen sichtbar sind, so zieht es sich niemals in das Gehäuse zurück, sondern sitzt sozusagen starr und steif auf dem Stiele; das Zurückziehen in das Gehäuse beginnt erst dann, wenn man dem Tier schon ansieht, daß es sich unwohl fühlt. In diesem Zustande verschwinden aber zu allererst die Fibrillen, der Stiel wird ganz hyalin und das Tier zieht sich erst dann zusammen, wenn die Fibrillen bereits verschwunden sind. Hierauf kann sich der hyaline Stiel verlängern, es werden daran eventuell Varicositäten sichtbar, schließlich kann sich derselbe von seinem Befestigungspunkt auch ablösen und verschwindet wie ein eingezogenes Pseudopodium. Allerdings scheinen diese Beobachtungen älteren Ansichten zu widersprechen; ich glaube aber, daß dies nur ein scheinbarer Widerspruch sei. Den Schlüssel zu diesem Rätsel geben die Aufzeichnungen von G. Entz sen. Dieser betont nämlich — Stein gegenüber —, daß der Stiel von *Tintinnidium fluviatile* contractil sei. Nach seiner Beschreibung ist es aber ersichtlich, daß sich seine Untersuchungen auf solche Exemplare beziehen, an welchen sich die Symptome des Übelbefindens zeigten, nämlich das starke „Pumpen“, das nervöse Zucken, die Verdünnung des Stieles und schließlich die Flucht aus dem Gehäuse. Meine eigenen Beobachtungen überzeugten mich, daß *Tintinnidium fluviatile* sich in dieser Hinsicht ebenso verhält, wie alle anderen *Tintinniden.* Dies in Betracht gezogen, glaube ich zu der Folgerung berechtigt zu sein, daß die im Rumpf und

Stiel der *Tintinniden* vorkommenden fibrillenartigen Gebilde nicht als contractile Elemente zu bezeichnen sind wie die Myophane, und daß der Sitz der Contractilität in dem Plasma zu suchen sei. Es dürfte viel wahrscheinlicher sein, daß diese Fibrillen steif machende Elemente sind, deren Tätigkeit sich darauf beschränkt, einer dauernden Deformation des contractilen Körpers Widerstand zu leisten (cf. C. N. Koltzoff 162, p. 521—523).

Bacterioidkörperchen. An einzelnen *Tintinniden*, besonders an *Cyttarocylis Ehrenbergii*, finden sich im Kragen, in den Deckplättchen und Begleitkämmen, sowie auch tief in der präoralen Höhle kleine sich intensiv färbende stäbchenförmige Gebilde, welche ich wegen ihrer Form als Bacteroidkörperchen bezeichnen will (Taf. XV Fig. 1 b, 2 b; Taf. XVI Fig. 2; Taf. XVII Fig. 4, 5).

Ihre Länge schwankt zwischen 2—3 μ, der Querdurchmesser beträgt 0,5 μ. Was ihren morphologischen Wert betrifft, scheint es, daß sie mit den Trichocysten anderer *Ciliaten* homolog sind. In ihrer Form gleichen sie jenen Trichocysten, welche H. N. Maier (164) von *Bursaria truncatella* abbildete, sind aber kürzer als diese. Ihre Funktion dürfte mit jener der Trichocysten übereinstimmen: ich habe nämlich häufig beobachtet, daß sie sich in ca. 6 μ lange, sehr dünne Fäden ausziehen. Vielleicht sind diese ausgeschleuderte „Trychocysten", die Stein und G. Entz sen. (57, p. 191) von *Tintinnidium fluviatile* als Tastborsten erwähnt. Es kann aber auch sein, daß sie bei dem Aufbau des Gehäuses betätigt sind, und zwar wird dies dadurch wahrscheinlich gemacht, daß sie erstens ganz so aussehen wie jene kleine Stäbchen, welche Vignon (170) aus der Hypodermis von *Chironomus*-Larven als Chitinstäbchen beschrieben hat, zweitens aber durch die Beobachtung Schweyer's, daß das Gehäuse an seiner Mündung fortwachsen kann, was durch die Tätigkeit von secernierenden, drüsenartigen Gebilden zustande kommen dürfte; ferner wissen wir, daß auch die Trichocysten als sekretorische Gebilde aufgefaßt werden können.

Chromidiale Schollen. Sowohl im Körperplasma (Taf. XVI Fig. 2 *c*; Taf. XXI Fig. 3, 5, 10, 12, 17) als auch im Kragen finden sich häufig mit Eisenhämatoxylin, Eosin, Bordeauxrot sich intensiv färbende kleine, meist rundliche Gebilde, sie sind bald in größerer, bald in geringerer Menge, können aber auch ganz fehlen; im Plasma liegen sie gewöhnlich der Oberfläche genähert oft in unregelmäßigen Schollen vereinigt oder aber zerstreut. Nach meinen Beobachtungen kommen sie in jenen Exemplaren vor, welche ein neues Peristom anlegen und scheinen mit dem sich entwickelnden Peristom sowie

auch mit dem Kernapparat in Beziehung zu stehen, weshalb ich auf sie unten noch weiter zurückkommen will. Hier möchte ich nur bemerken, daß sie wahrscheinlich zu jenen von R. Hertwig als Chromidien bezeichneten Gebilden gehören.

Kernapparat. Der Macronucleus oder die Macronuclei, da sie zumeist in Mehrzahl vorkommen, liegen gewöhnlich ungefähr in der halben Höhe der Körperlänge, der Pellicula genähert und gegenübergestellt (Taf. XIV Fig. 12—15; Taf. XVI Fig. 1), bisweilen aber auch hintereinander in einer Spirale angeordnet (*Tintinnus lusus undae* und *Fraknóii*, Taf. XVI Fig. 3), sind sie aber in größerer Zahl vorhanden, so können sie zerstreut im Plasma oder nur am hinteren Ende des Weichkörpers liegen, sie sind rund, elliptisch, oval, bohnen- oder bei der Vermehrung wurstförmig. Der eine Macronucleus ist zuweilen zu einem Zipfel (Taf. XVI Fig. 3; Taf. XX Fig. 1—3) oder sogar zu einem Faden ausgezogen (Taf. XX Fig. 10), im letzteren Falle sind zwei Kerne durch eine Kommissur verbunden, allein nur an jenen Exemplaren, an welchen sich ein neues Peristom bildet. Dies hängt, wie wir aus Laackmann's Beobachtungen wissen, mit der vor der Teilung sich abspielenden Kernconjugation (Caryogamie) zusammen. An den fixierten Exemplaren zieht sich das Plasma vom Kern oft etwas zurück, so daß zwischen dem Kern und dem Plasma ein kleiner Hohlraum (Taf. XVI Fig. 8, 12), die perinucleare Höhle entsteht (cf. Thon (169) p. 303). Daß das Plasmagerüst rings um den Kern meist strahlenförmig angeordnet ist, wurde bereits erwähnt. An manchen Schnitten von *Cyttarocylis Ehrenbergii* bemerkte ich, daß von der Basis der Pectinellen aus kleinen Kügelchen zusammengesetzte Reihen ausgehen und sich bis zum Kern verfolgen lassen, oder aber vom Grund der Spiralfurche ausgehend neben dem Kern hinziehen und sich an die Pellicula anheften (Taf. XIV Fig. 12, 13).

Die Größe der Macronuclei kann selbst bei ein und derselben Art verschieden sein. Bei *Cyttarocylis Ehrenbergii* kommen Exemplare mit großen (Taf. XX Fig. 3) und kleinen Kernen vor (Taf. XX Fig. 4); bei ersteren kann der große Kern ungefähr 2—3 mal so lang sein, als bei den kleinkernigen. Die Länge des großen Kerns beträgt z. B. 19—30 μ, die Breite 9—10 μ, die kleinen Kerne sind dagegen nur 8—15 μ lang.

Der feinere Bau des Macronucleus ist auch bei ein und derselben Art verschieden (Taf. XX Fig. 1—10), was mit der Teilung, d. h. mit der sich vor der Teilung abspielenden Kernconjugation zusammenhängt.

An lebenden resp. absterbenden Tieren erscheint die feinere Struktur des Kerns so, wie G. Entz sen. es abbildet (56, T. 24, Fig. 6) und auch Fauré-Fremiet angibt (64, p. 232), nämlich aus kleinen verschieden großen Kügelchen zusammengesetzt. Auch an fixierten Präparaten und Schnitten kann man dies Bild antreffen. So gebaute Kerne zeigen dasselbe Bild, welches Thon (169, p. 303 bis 308) von *Didinium* anführt, und welches er für den normalen, in Ruhe sich befindlichen Kern hält. Unter meinen Präparaten zeigen besonders die mit Bouin'scher Flüssigkeit fixierten Kerne diese Struktur (Taf. XX Fig. 5). In den Schnitten solcher Präparate scheinen die Kerne wie aus lauter Scheiben zusammengesetzt, welche Schnitte runder Kernkörperchen darstellen, und um welche oft ungefärbte Höhlen (Vacuolchen) zu bemerken sind (Taf. XX Fig. 7), ebenso angeordnet, wie sie Thon vom Kern des *Didinium* angibt. Eine Regelmäßigkeit konnte ich in der Anordnung der Kernkörperchen nicht beobachten. Eine Kernmembran läßt sich nicht immer deutlich wahrnehmen, doch konnte ich sie an einem Exemplar von *Cyttarocylis Ehrenbergii*, dessen zwei Kerne sich in Conjugation befanden, ganz gut unterscheiden, und zwar deshalb, weil sie sich an einer Stelle vom Kern abhob (Taf. XX Fig. 10).

Ich muß noch des Kernspalts gedenken, welcher zuerst von Stein (133, p. 156) und G. Entz sen. (57, p. 193) an *Tintinnidium fluviatile* beobachtet wurde. Daday fand ihn (45, p. 504) bei *Amphorela* (*Tintinnus*) *punctatostriata*, *Tintinnopsis nucula* und *Tintinnus lusus undae*; doch letztere Beobachtung wurde nicht publiziert, ist aber in seinen mir gütigst überlassenen Zeichnungen zu erkennen. Nach Laackmann (89, p. 441) kommen bei der Teilung von *Tintinnopsis campanula* und *Cyttarocylis helix* Kerne mit einem Spalt vor. Derlei Kerne beobachtete ich an folgenden Arten:

Tintinnidium fluviatile,
" *semiciliatum*,
Tintinnopsis ventricosa,
" *lacustris*,
" *campanula*,
Cyttarocylis Ehrenbergii,
Codonella lagenula,
" *orthoceras*.

Auch von *Cyttarocylis Ehrenbergii* gibt es Exemplare mit gespaltenem Kern (Taf. XIX Fig. 10 *m*)

Die Zahl der Macronuclei. Nach Stein (133) haben die *Tintinniden* nur einen Kern; auch Sterki (134) ist dieser Meinung,

welche auch G. ENTZ sen. (56, 57) teilte; FOL (65, 66) hielt die Exemplare mit zwei Kernen für in der Teilung begriffene, seiner Ansicht nach haben *Tintinnus* (*Petalotricha*) *ampulla*, *Tintinnus* (*Rhabdonella*) *spiralis* und *Cyttarocylis cassis* nur einen Kern, *Codonella* (*Tintinnopsis*) *campanula* und *Codonella ventricosa* aber zwei Kerne.

Daß die *Tintinniden* mehr als einen Macronucleus besitzen können, hat also FOL zuerst beobachtet, doch ist es das Verdienst DADAY's, dieses Verhalten eingehend studiert zu haben. Nach seinen Untersuchungen (45) soll die Zahl der Kerne auch für die Gattungen charakteristisch und zwar folgende sein:

Tintinnidium 1—2,
Tintinnus 4,
Tintinnopsis 2—12,
Amphorella 2—6,
Undella 2,
Codonella 8—22,
Cyttarocylis 2—16,
Dictyocysta 8,
Petalotricha 1.

BRANDT (11) gab in seiner Arbeit auch die Kerne mehrerer Arten an und fand dieselben 1—2. JÖRGENSEN (81) teilt folgende Angaben mit:

Amphorella subulata 2,
" *ampla* 3—4,
Ptychocylis urnula 4,
Tintinnopsis campanula 2,
" *subacuta* 2,
Codonella lagenula (*galea*) 2,
Cyttarocylis denticulata 2.

Neuerdings wurde von BRANDT in seiner Monographie in einer Tabelle auch die Zahl der Macronuclei zusammengestellt (13, p. 19 bis 22), und zwar wird von allen bis heute bekannten Arten die Zahl der Macronuclei angegeben, weshalb ich hier auf die Zusammenstellung verzichten und auf BRANDT's Arbeit verweisen kann. Nach FAURÉ-FREMIET hat *Tintinnidium inquilinum* einen gebogenen Macronucleus (64, p. 231). Als ich mich mit der Zahl der Kerne der *Tintinniden* zu beschäftigen begann, neigte ich mich anfangs zu der Auffassung, daß die verschiedenen Arten 2, höchstens 4 Kerne besitzen können, alsbald überzeugte ich mich aber, daß die Kerne in ziemlich großer Anzahl vorkommen können, ferner aber auch davon,

daß die Zahl der Kerne nicht in allen Fällen auf die Art oder Gattung charakteristisch ist, wie dies aus nebenstehender Tabelle ersichtlich ist, welche zeigt, daß eine und dieselbe Art in einem Falle nur einige, im anderen aber mehrere Kerne haben kann.

In Bezug der Kernverhältnisse einzelner Arten kann ich folgendes mitteilen:

Tintinnidium pusillum n. sp. bei dieser kleinen Süßwasserart fanden sich unter 50 Exemplaren 47 einkernige und 3 zweikernige. Der Macronucleus ist länglich elliptisch, seine Struktur konnte ich an angetrockneten Präparaten nicht studieren. Micronuclei und zwar zwei spindelförmige hatte ich nur an jenen Exemplaren beobachtet, deren Kern lang ausgezogen war und sich in Teilung befand. Einen Spalt habe ich im Kern an einigen Exemplaren beobachtet.

Tintinnidium fluviatile und *semiciliatum* hat zwei oder nur einen Macronucleus mit einem Spalt.

Tintinnopsis ventricosa. Die meisten (mehrere hundert) diesbezüglich untersuchten Exemplare hatten zwei elliptische Macronuclei, neben welchen an manchen Exemplaren je ein Micronucleus zu beobachten war. Beide Macronuclei waren zumeist mit einem Spalt versehen und von den Kernhälften war eine kleiner wie die andere, erstere färbt sich mit Mayer's Hämalaun weniger intensiv, als die größere, ihre Grundsubstanz war granuliert.

Außer diesen fanden sich auch einige mit nur einem runden Macronucleus ohne Spalt, sowie auch solche, mit vier runden und ebenfalls spaltlosen Macronuclei. Erstere scheinen den „Jugendformen“ Laackmann (89 p. 442) zu entsprechen, letztere machen den Eindruck, als wären sie durch die Trennung der Spalthälften entstanden.

Micronuclei fanden sich nicht in allen Exemplaren. Ihre Form ist rund, ihre Größe im Verhältnis zum Macronucleus eine recht ansehnliche, ihr Durchmesser beträgt 3—6 μ, jener der Macronuclei schwankt zwischen 9—10 μ. Öfters fand ich, daß während neben einem großen spaltlosen ein ebenfalls ziemlich großer Micronucleus sich befand, der andere Macronucleus einen Spalt aufwies und die kleinere sich weniger intensiv färbende Hälfte war ungefähr mit dem Micronucleus gleich groß. Dieser Micronucleus lag ganz in der Nähe des Macronucleus, oder hatte sich davon mehr oder weniger entfernt. Solche Präparate scheinen zu beweisen, daß der Micronucleus sich durch Abtrennung des sich weniger intensiv färbenden Teils des Macronucleus bildet.

Art	Entz jun.		Daday (D) Laackmann (L)	Brandt (B) Jörgensen (J)
	Zahl der Nuclei			
	Macronucleus	Micronucleus	Macronucleus	Micronucleus
Dictyocysta mitra (Taf. XII Fig. 12)	7			
„ *elegans*	4, 6, 7, 8, 9, 10	2, 4		
„ *templum* (Taf. XVII Fig. 6)	4—7		8 (D)	0 (D)
Codonella galea (Taf. XVII Fig. 15)	2—10	2,4	8 (D, B)	0 (D)
„ *nationalis* (Taf. XII Fig. 12)	6—8			
„ *cistellula* (Taf. XVII Fig. 10)	4—5		8 (B) 14 (D)	0 (D, B)
„ *orthoceras*	25—30, 30—50		22 (D)	0 (D)
Tintinnopsis beroidea	2	1	2 (L)	2 (L)
„ *lacustris*	2	1 (2)		
„ *campanula* (Taf. XVI Fig. 1)	2	2 (—10)	2 (B)	2 (B)
„ *ventricosa*	2 (4)	2	2 (B, L)	2 (L)
„ *nucula*	2		2 (L)	2 (L)
„ *cylindrica*	1			
Cyttarocylis cassis	1 (?)		1 (Fol)	
„ *Ehrenbergii* (Taf. XIV Fig. 12)	2	2 (?)	2 (D)	0 (D)
Xystonella Trefortii (Taf. IX Fig. 3)	2	1 (?)	2 (D, B)	2 (D, B)
Rhabdonella spiralis	2 (4)		2 (D, B)	0 (D)
„ *Amor* (Taf. XII Fig. 2)	2	1 (?)	2 (B)	
Petalotricha ampulla (Taf. XVIII Fig. 12, 17)	1 (?) 50—100		1 (D, Fol)	
Undella hyalina	2	2	2 (D, B)	2 (D)
„ *Claparèdei*	2, 4	4	2 (D, B)	4 (D)
Tintinnus acuminatus	2		2 (D, B, L)	2 (L)
„ *subulatus*	2	2	2 (J, L)	2 (L)
„ *bulbosus* (Taf. XIII Fig. 10)	4			
„ *angustatus*	2		4 (D)	
„ *inquilinus* (Taf. XIII Fig. 11)	4		2, 4	1, 2 (D)
„ *lusus undae*	4	2	4 (D)	0 (D)
„ *Fraknóii*	4 (6 einmal)	2	4 (D)	2 (D)
Tintinnidium pusillum	1	1		
„ *fluviatile*	1		1 (Entz sen.)	
„ *semiciliatum*	1		1 (Sterki)	1 (? Sterki)

Tintinnopsis campanula hat neben zwei Macro- je ein Micronucleus, bei jenen aber, bei welchen die Entwicklung des neuen Peristoms begann, zählte ich 10—12 Micronuclei. Die Macronuclei haben einen Spalt, ihre Hälften sind ungleich groß und die kleinere Hälfte färbt sich weniger intensiv.

Tintinnopsis lacustris. An Exemplaren aus Ungarn traf ich im Dezember (Teich im Városliget bei Budapest) auf solche, welche zwei sich mit ausgehöhlter Seite anliegende Macronuclei besaßen, über welchen ein Micronucleus lag. Die Struktur der Kerne war grobgranuliert. Am 28. April 1908 hatte ich Exemplare aus dem Altwasser der Donau bei Ujpest beobachtet, welche sowie Exemplare aus Dänemark zwei elliptische Kerne besaßen, ein Spalt war nicht vorhanden. Am 9. Juni 1908 beobachtete ich wieder Exemplare aus Ujpest, welche einen großen, gedrungenen Macronucleus und einen Micronucleus hatten.

Cyttarocylis Ehrenbergii. Gewöhnlich sind zwei bohnenförmige Macronuclei vorhanden, welche zumeist keinen Spalt, manchmal aber einen solchen aufweisen. Einkernige Exemplare scheinen äußerst selten zu sein. Oft sind die zwei Kerne in Conjugation mit streifiger Struktur, zumeist sind sie aber gröber oder feiner granuliert. Micronuclei fand ich nur selten.

Bei *Tintinnus inquilinus* fand ich vier elliptische Macronuclei, von welchen zwei mehr oberflächlich, zwei etwas tiefer nebeneinander lagen.

Tintinnus lusus undae. Die vier Macronuclei sind nach Daday in einer Spirale angeordnet, was aber nicht immer ganz klar ins Auge fällt. An einem Exemplar lagen zwei elliptische Kerne der Mitte genähert, zwei exzentrisch und waren oval, richtiger gesagt flammenförmig. Micronucleus habe ich einen, ein andermal zwei gefunden.

Tintinnus Fraknóii. Die vier (einmal 6) Macronuclei scheinen sich so anzuordnen, wie bei *Tintinnus lusus undae.* In Bezug der Färbbarkeit schienen sie sich nicht gleich zu verhalten, indem sich einige Kerne intensiver färben, wie die anderen. In einem Falle fand ich in der Schnittserie eines Exemplares außer den Macronuclei noch ein sich intensiv färbendes, lamellenartiges Gebilde, welches sich im Plasma in der Gegend des Stempels befand.

Bei *Dictyocysta templum* fand ich, (Neapel 1902 XI. 20) zwischen 11 Exemplaren eins mit sieben, eins mit sechs, vier mit fünf, fünf mit vier Kernen; in einem Falle sah ich die Kerne dieser Art zu einem Spiralfaden verbunden, ähnlich wie Haeckel von *Dictyocysta*

templum (p. 563) angibt: „ein länglichrunder, wurstförmig gekrümmter Nucleus“.

Dictyocysta elegans. Bei dieser Art fand ich zumeist 6—8, seltener 3—5 oder 10—11 verschieden große Kerne, welche teils rund, teils elliptisch oder aber eierförmig waren, in einigen Exemplaren denke ich neben acht Macronuclei zwei Micronuclei beobachtet zu haben. Einen Spalt habe ich auch beobachtet. An Exemplaren aus dem Quarnero (1908 IV. 16. Mitternacht) hatte ich beobachtet, daß ihre Kerne alle im Wohnfach angehäuft nebeneinander in einem mit Membran umschlossenen abgerundeten Plasmateil lagen. Der Peristom war nicht konserviert. Die Kerne mancher Exemplare sind rund, in der Mitte mit einem dunkleren Zentrum, welches mit einem helleren Hof umgeben ist, in welchem aber auch dunklere Teile eingebettet sind. Diese Kerne sind also so gebaut, wie jene von *Petalotricha ampulla.* Auch 2—3 conjugierende Kernpaare habe ich beobachtet.

Bei *Dictyocysta mitra* fand ich 6 Kerne (Taf. XII Fig. 12).

Codonella galea. Neben Exemplaren mit 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 Macronuclei habe ich auch solche mit 9, 10 Macronuclei beobachtet. Die Macronuclei sind zumeist mit Spalt in zwei ungleich große und sich ungleich färbende Hälften geteilt. Zumeist konnte ich ihre Struktur nicht gut erkennen, aber an einem mit vier großen und einem kleineren Macronucleus war ihre gekörnelte Struktur gut zu beobachten.

Codonella orthoceras. Ich fand an Schnitten sowie Totopräparaten ungefähr 25—30, 30—40, 40—50 Macronuclei. Ihre Größe ist ungleich, sie sind elliptisch und paarweise angeordnet, vielleicht mit Spalt versehen, jedoch konnte ich dies wegen ihrer Kleinheit nicht entscheiden. Daday (45 p. 572) führt die Zahl der Macronuclei als 22 an. Meine Exemplare hatten gewiß immer mehr Kerne, deren Zahl kann ich aber nicht genau angeben, da sie von Exemplar zu Exemplaren zu variieren scheint.

Rhabdonella spiralis. Zwischen 28 Exemplaren (Fiume 9. Mai 1908) waren 26 zweikernig, eines einkernig und eines vierkernig. Die Kerne waren elliptisch, und lagen gewöhnlich so, wie Daday schreibt, eines mehr oben, das andere etwas tiefer gegen den Stiel gerückt. Nebenkerne fand ich nicht, die Kernstruktur sowie einen Spalt beobachtete ich nicht.

Petalotricha ampulla. Nach Fol soll dieser Art nur ein großer Kern zukommen; Daday erwähnt (45, p. 506), daß er in einem Falle außer dem großen Kern noch viele kleine kernartige Gebilde antraf,

welche hauptsächlich in das Ectoplasma eingebettet waren. Ich glaube an lebenden Exemplaren einen großen Kern beobachtet zu haben, dies habe ich auch im Habitusbild (Taf. XI Fig. 2) dargestellt; an Schnitten 25 und an Totopräparaten von 50 Exemplaren habe ich aber niemals einen großen, sondern immer nur viele 50—70, ja 200—300 kernähnliche Gebilde angetroffen.

Die kleinen Kerne sind in das Ectoplasma eingebettet, ihre Form ist elliptisch, gewöhnlich sind sie in einem Haufen vereinigt, am Ende des Tieres in der Nähe des Stieles. Häufig lassen sie an der Körperoberfläche kleine Erhebungen erscheinen, welche sich manchmal auch auf deren Gehäuse bemerkbar macht. Oft schien es, als wenn sie von einer Membran umschlossen wären. Ihre Länge beträgt 7—9 μ; oft konnte ich neben diesen Gebilden auch kleine micronucleusartige Gebilde beobachten. Die Struktur der Micronuclei scheint aus einem sich intensiv färbenden inneren Teil und aus einem helleren Hof zu bestehen, welchem dunkler gefärbte kleine Kügelchen eingebettet sind.

Überblicken wir die Zahl der Macro- und Micronuclei der *Tintinniden*, so läßt sich behaupten, daß neben solchen, welche nur einen oder zwei Macro- und Micronuclei haben, auch solche vorkommen, welche, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10 oder 20—40, und 100—300 Kerne oder kernähnliche Gebilde aufweisen. Sind die Kerne in geringer Zahl, so ist ihre Größe beträchtlich, sind sie hingegen in großer Zahl vorhanden, so sind sie kleiner. Die Zahl der Kerne kann auch bei ein und derselben Art eine verschiedene sein, was mit der Vermehrung zusammenzuhängen scheint.

Micronuclei. Micronuclei konnten — wie aus meiner und Brandt's Tabelle ersichtlich — verhältnismäßig nur bei wenigen Arten nachgewiesen werden. Ihre Zahl stimmt mit jener der Macronuclei oft überein, kann aber auch kleiner und auch (ob beständig (?)) größer sein, so z. B. an *Undella Claparèdei*, bei welchen neben zwei Macro- vier Micronuclei vorkommen. Ihre Zahl vergrößert sich, nach Breslau (16) sowie Laackmann (90) bei der Teilung, bei der Conjugation und nach meinen Befunden auch wie weiter unten mitgeteilt werden soll, bei der neuen Peristombildung. Am häufigsten beobachtete ich Micronulei bei *Tintinnopsis ventricosa*. Bei dieser Art sind sie im Verhältnis zur Größe (9—10 μ) des Macronucleus groß (3—6 μ), rund, kompakt, eine Struktur konnte ich nicht wahrnehmen. Wie schon erwähnt, scheinen sie sich aus dem Macronucleus durch Abtrennung der sich weniger intensiv färbenden Spalthälfte zu entwickeln. Bei *Tintinnidum pusillum* waren neben

dem sich teilenden langgestreckten Macronucleus zwei spindelförmige Micronuclei zu beobachten, doch ohne Streifung. Bei *Cyttarocylis Ehrenbergii* hatte ich einigemal an der Oberfläche des Macronucleus ein micronucleusartiges Gebilde beobachtet, welches sich wie der Micronucleus von *Tintinnopsis ventricosa*, von dessen Oberfläche abzutrennen scheint.

Petalotricha ampulla. Bei dieser Art fand ich neben den zahlreichen Macronuclei an einem Exemplar ungemein kleine Gebilde, welche vielleicht den Micronuclei entsprechen.

An *Codonella galea, Codonella orthoceras* fand ich keine Micronuclei, nur mehrere (2—10 bei *C. galea*) bis viele (bei *C. orthoceras* 30—50) Macronuclei, mit einem Spalt. Unter diesen Macronuclei gibt es aber verschieden große und auch die Spalthälften können sehr verschieden groß sein. Aus dieser Beobachtung glaube ich, indem ich sie mit der Entstehung der Macronuclei von *Tintinnopsis ventricosa* vergleiche, den Schluß ziehen zu dürfen, daß die kleineren Macronuclei, respektive die kleinen Spalthälften der Maronuclei den Micronuclei anderer Arten entsprechen und daß die Micronuclei durch Abspaltung aus dem weniger intensiv färbenden Teil der Macronuclei entstehen.

After. An der Seite des Rumpfes öffnet sich der After, welcher — wenn ich an den Schnitten von *Cyttarocylis Ehrenbergii* nicht etwas Zufälliges beobachtet (Taf. XXI, Fig. 1, 11) habe — in einen kurzen Kanal, dieser aber in eine etwas erweiterte Aushöhlung führt (Taf. XVI, Fig. 2*al*). Er scheint ganz so gebaut zu sein, wie das Proctodeum der *Stentoren.* Die Entleerung der Fäcalien hat G. Entz sen. (57, p. 195) an normalen Tieren, ich aber immer nur bei Gelegenheit des Absterbens beobachtet, wobei große unverdaute Nahrungspartikel explosionsartig ausgeworfen wurden. Die Fäcalien werden durch die nach einer Richtung schlagenden Cilien der Körperoberfläche an die Mündung des Gehäuses getrieben und gelangen von hier ins Freie.

Contractile Vacuolen. In der Literatur herrscht in bezug der Zahl der Vacuolen ein Widerspruch, was aus folgendem klar zutage tritt: nach Claparède und Lachmann (20) besitzt

Tintinnus inquilinus 1,
Tintinnus (*Ptychocylis*) *urnula* 1,
Tintinnus (*Cyttarocylis*) *Ehrenbergii* 2 Pulsellen.

Nach Haeckel (74) hat die Gattung *Codonella* mehrere contractile Vacuolen. Nach Stein (133) haben *Codonella* (*Tintinnopsis*) *beroidea*, *Tintinnus* (*Tintinnidium*) *fluviatile* 1 Vacuole. Sterki (134)

sagt, daß *Tintinnidium semiciliatum* eine in ihrer Größe und Lage sehr verschiedene Vacuole besitzt. Fol (65) hat in den beobachteten Arten nur eine Vacuole gefunden. G. Entz sen. sagt (56), daß sämtlichen Arten nur eine contractile Vacuole zukommt. Daday (45) fand, daß sowohl die Zahl als auch die Lage der pulsierenden Vacuolen nach der Art veränderlich sei; bei einem großen Teil der Arten hat er stets nur eine gefunden, und zwar meist an der Ursprungsstelle des Stieles, an anderen beobachtete er aber zwei, deren eine fast stets nahe der Ursprungsstelle des Stieles die andere aber im vordern Körperteil oder in dessen Mitte lag. Eine Ausnahme hiervon bilden bloß *Undella hyalina* und *Amphorella* (*Tintinnus*) *tuberculata*, denn während *Undella* die eine im vorderen Körperdrittel, die andere aber gegenüber in der Mitte lag, zeigten sich bei *Amphorella* beide im hintern Körperdrittel nahe beieinander. Zwei contractile Vacuolen besitzen nach Daday folgende Arten:

Tintinnus Franknoii,
Tintinnus inquilinius,
Amphorella (*Tintinnus*) *amphora*,
Amphorella (*Tintinnus*) *subulata*,
Amphorella (*Tintinnus*) *tuberculata*,
Amphorella (*Tintinnus*) *punctatostriata*,
Undella hyalina,
Undella (*Rhabdonella*) *spiralis*,
Tintinnopsis Mayeri,
Cyttarocylis Treforti.

Nach Jörgensen (81) hat

Amphorella (*Tintinnus*) *subulata 2*,
Ptychocylis urnula 1,
Cyttarocylis denticulata 1 Vacuole.

In Brandt's Monographie sind bezüglich der Vacuolenzahl alle literarischen Angaben in der schon erwähnten Tabelle (13, p. 19—20) zusammengestellt.

Wie aus diesen Angaben ersichtlich ist, widersprechen sich die literarischen Angaben hinsichtlich der Zahl der Vacuolen. Es fragt sich nun, ob dieser Widerspruch nicht dadurch verursacht wird, daß auch bei einer und derselben Art nur ein, eventuell aber auch mehrere Vacuolen vorkommen können, und wenn mehrere Vacuolen vorhanden sind, ob das nicht eine Abnormität ist, oder aber mit gewissen Lebensbedingungen in Zusammenhang steht? Ich habe mir dies vorgehalten, konnte aber zu keinem befriedigenden Resultat gelangen, nachdem ich nur eine contractile Vacuole fand, welche

entweder dort lag, wo der Rumpf sich plötzlich verschmälernd in den Stiel übergeht (Taf. XII Fig. 4, 5, 7; Taf. XVI Fig. 2*v*; Taf. XVII, Fig. 1, 2*v*) oder aber ungefähr in einer Höhe mit dem Mund, aber an der entgegengesetzten Seite des Tieres. Die beobachteten Arten sind:

Tintinnus inquilinus,
Tintinnus subulatus (Taf. XVII Fig. 1*v*),
Tintinnopsis beriodea (*Lobiancoi* [?] Taf. XII Fig. 4),
Tintinnopsis campanula (Taf. XII Fig. 7),
Tintinnopsis cylindrica,
Tintinnopsis lacustris,
Tintinnidium fluviatile,
Tintinnidium pusillum n. sp.,
Tintinnidium semiciliatum,
Cyttarocylis Ehrenbergii (Taf. XII Fig. 5),
Cyttarocylis serratus.

Ich betone, daß ich immer nur eine contractile Vacuole fand, aber nicht contractile vacuolenartige Gebilde habe ich an *Tintinnidium pusillum* beobachtet, welches eine verschiedene Lage einnahm, aber niemals pulsierte. Diese Beobachtung läßt vermuten, daß es sich auch in anderen Fällen um solche vacuolenartige, aber nicht contractile Räume handelt. Das Spiel der Vacuolen habe ich nur an *Tintinnidium*-Arten des Süßwassers beobachtet und gefunden, daß dieselbe sich bei *Tintinnidium fluviatile* in vier, bei *Tintinnidium pusillum* in 1—$^1/_2$ Minuten einmal zusammenzog.

Zusammenfassung. Bevor ich die Besprechung der morphologischen Verhältnisse der *Tintinniden* abschließe, will ich noch all das Gesagte kurz zusammenfassen.

Die *Tintinniden* sind gehäusebewohnende, pelagische, heterotriche *Ciliaten*, deren überwiegende Zahl in der See lebt. Sie sind ganz farblos, hyalin, gelblich oder gelblichbraun, welche Färbung von ihrer Nahrung, welche hauptsächlich aus *Protophyten* mit gelben Chromatophoren besteht, herrührt.

Ihr Körper ist zumeist glocken- oder kegelförmig, dessen Spitze in kürzerem oder längerem Stiel ausgezogen ist, es gibt aber auch kurze, stiellose Arten, deren gedrungener Körper mit 2—4 Zipfelchen an das Gehäuse befestigt ist, oder aber abgerundet endet.

Am Körper läßt sich das von Pectinellen umgebene Peristomfeld und der Rumpf unterscheiden; letzterer zerfällt zumeist in den eigentlichen Rumpf und in den durch eine Einschnürung getrennten Kragen, so wie den Stiel, wenn dieser überhaupt da ist. Kragen und Rumpf

ist mit zahlreichen (gegen 150) in eng nebeneinander stehenden Reihen kurzer (am Kragen etwas längerer) Cilien bedeckt, welche wenigstens an gewissen Arten zwischen Längsfalten verlaufen.

Im Stiele mancher Arten verlaufen von der Mitte des Körpers entspringende zumeist unverzweigte Fibrillen, deren Zahl (16—18) ungefähr mit jener der Pectinellen, nicht aber der Reihe der körperlichen übereinstimmt.

Das Peristomfeld bildet eine gegen den Rumpf mehr minder schief abgeschnittene Fläche, welche von dem Kragen und dem von ihm entspringenden Kranz der Pectinellen umfaßt wird; in seiner Mitte erhebt sich ein kuppelförmig hervorragender Körperteil, der Stempel; beide werden durch eine spiralverlaufende grubenartige Furche getrennt, welche durch die exzentrisch gelegene präorale Höhle zu dem Mund zieht.

Am Kragen läßt sich eine äußere und eine innere Seite, sowie eine Randfläche unterscheiden. Die äußere Seite wird von Cilien bedeckt. Auf der Randfläche können ebenfalls Cilien vorkommen, außer welchen auch die Pectinellen und Deckplättchen hier angebracht sind. Die Zahl der adoralen Pectinellen beträgt: 16, 18, 20, 22, vielleicht auch 24, welche am entwickelten Tiere einen von links nach rechts gerichteten Spiralkranz bilden. Jede adorale Pectinelle besteht aus zwei aneinander stehenden Reihen Pectinellen erster Ordnung, den primitiven Pectinellen oder Zahnlamellen, die von aus je zwei Basalkörperchen entspringenden Cilien zusammengesetzt sind und sich gruppenweise zu den großen Pectinellen (Pectinellen zweiten Ranges) vereinigen. Die Form der peristomalen Pectinellen gleicht einer Messerklinge, von dessen Rändern das eine zufolge einer Krümmung sich umschlägt und deshalb diesen Rand scharf umschrieben und dunkel erscheinen läßt, der andere Rand hingegen ist gezähnt, durch die Enden der Zahnlamellchen, welche bei der Bewegung sichtbar werden. Von der Basis der Pectinellen entspringen Fibrillen, die durch den Kragen und Stempel dahinziehen und sich bis in die Tiefe der präoralen Höhle verfolgen lassen. Neben jeder Pectinelle erhebt sich eine Lamelle, das Deckplättchen, resp. der Begleitkamm. Die Pectinellen lassen sich an der inneren Seite des Kragens, einige sogar in die präorale verfolgen. Ein Teil der Pectinellen und zwar jene welche am Kragen so angebracht sind, daß ihre Verlängerung den Stempel nicht berührt, dringt samt den Deckplättchen (hier sog. Begleitkämme) in die präorale Höhle und läßt sich zum Mund, die übrigen aber nur bis zu dem Grund der Spiralfurche verfolgen. Bei ihrer Tätigkeit

zerfallen die Pectinellen zufolge ihrer Anordnung in drei Gruppen, d. i. 1. in adorale, 2. in parorale, 3., in mesorale Gruppen.

Die Deckplättchen resp. Begleitkämme sind an manchen Arten hyaline, membranartige Gebilde, in welchen sich an gewissen Arten zerstreute Kügelchen zeigen, an einigen Arten sind sie aber von Keulenform und zerfallen, den Pectinellen gleich in 3 Gruppen.

Der in der Mitte des Peristomfeldes sich erhebende Stempel ist „glatt“ d. h. hat keine Cilienbekleidung, auch zeigen sich keine Basalkörperchen daran, er wird bloß durch die Pelliculafalten und die darunter verlaufenden Fibrillen einigermaßen gegliedert. Es läßt sich ein Seitenteil und die Stirnfläche unterscheiden, deren Grenze durch die Knickung, durch einen scharfen Winkel bildenden Bug der Pellicula angedeutet wird. Am unteren, an die präorale Höhle grenzenden Teil des Stempels bilden drei stärker vortretende Pelliculafalten eine Art Lippe.

Die präorale Höhle ist eine sich trichterartig verjüngende Vertiefung, mit halbmondförmiger Mündung an deren einer Seite, an jener, welcher die äußere Körperwand bildet, Pectinellen eindringen. Am obersten Teil kann man 9, tiefer, 8, 7, 6, 5 schließlich nur 4 Reihen Pectinellen und ebenso viele Begleitkämme zählen. Die tiefste Stelle der präoralen Höhle nimmt die Mundöffnung ein, welche sich nur bei der Nahrungsaufnahme öffnet und welche in einen S-förmig gekrümmten mit Cilien besetzten (?) Schlund führt. Der Körper der *Tintinniden* ist — den Stempel auch nicht ausgenommen — mit einer Pellicula überzogen, welche Falten bildet, zwischen welchen sich, den Stempel ausgenommen, Cilienreihen erheben. Alle diese Cilien entspringen aus Basalkörperchen, sind also — in den untersuchten Fällen — fadenförmige Härchen. Die großen peristomialen Pectinellen sind Pectinellen zweiter Ordnung, welche aus Pectinellen erster Ordnung (primitive Pectinellen, Zahnlamellen) zusammengesetzt sind. Eine jede Pectinelle erster Ordnung besteht aus Cilienfäden, die aus zwei Basalkörperchen entspringend und paarweise zu einer hyalinen Membran verkittet sind. Fibrillen sind im Rumpf und Stiel vorhanden, aber auch von der Basis der Pectinellen entspringen Fibrillen, die durch das Kragenplasma in die Tiefe der präoralen Höhle dringen.

Das Körperplasma zerfällt in zwei Teile:

1. in das Plasma des Kragens und Stempels, welches aus kleinen Kügelchen besteht, die durch Plasmafäden miteinander verbunden sind;



2. in das Plasma des Rumpfes, welches ein netzartiges Gerüst bildet, in dessen Zwischenräumen sich vacuolenartige kleinere oder größere Höhlungen zeigen. Die Nahrung gelangt teils in solche Vacuolen, teils liegt sie unmittelbar im Körperplasma. Im Plasma läßt sich eine scharfe Trennung in Corticale, Ecto- und Entoplasma nicht durchführen, sie gehen vielmehr allmählich ineinander über.

Die Zahl der Kerne scheint auch in jenen *Tintinniden*, welche sich nicht im Zustande der Vermehrung befinden, eine verschiedene zu sein. Am häufigsten kommen zwei Kerne (Macronuclei) mit je einem Nebenkern (Micronucleus) vor, es gibt jedoch auch Arten an, welchen die Zahl weniger als zwei oder mehr (4) sein kann. Kommen dagegen größere Zahlen vor (6, 8), so scheint diese mit der Vermehrung in Zusammenhang zu stehen.

Außer den Kernen kommen auch andere sich stark färbende Teile im Plasma vor, welche gewöhnlich dort gefunden werden, wo sich ein neues Peristom entwickelt. Bisweilen treten dieselben als beiläufig gleich große Kügelchen im Plasma zerstreut, oder aber in größeren oder kleineren Massen auf und scheinen mit den von R. Hertwig als Chromidien bezeichneten Zellbestandteilen identisch zu sein. Bei *Cyttarocylis Ehrenbergii* kommen in den Deckplättchen und Begleitkämmen längliche, den Bakterien ähnliche Gebilde vor, welche ich als Bacterioidkörperchen bezeichne und welche mit den Trichocysten homolog zu sein scheinen.

Von contractilen Vacuolen habe ich immer nur eine beobachtet und zwar dort, wo der Rumpf in den Stiel übergeht, oder aber ich traf sie in der Mitte des Körpers ungefähr in gleicher Höhe mit der Mundstelle, aber an der entgegengesetzten Seite des Tieres. Das Pulsieren habe ich nur an Süßwasserarten beobachtet.

Das in einen kurzen Kanal führende Proctoderm fand ich an jener Seite des Tieres, wo auch der Mund liegt, unterhalb desselben etwas dem Stiele genähert.

Das Körperplasma der *Tintinniden* ist nicht so contractil, wie es früher beschrieben wurde. Der Stiel und das Körperplasma ist ziemlich steif und unter normalen Verhältnissen führt der Stempel jene rhythmischen Bewegungen nicht aus, die seine Benennung andeutet. Sowohl das Pumpen, als auch das Zusammenziehen des Stieles ist nur an jenen Individuen sichtbar, die sich unwohl befinden und diese Gruppe der Erscheinungen gehört meines Erachtens zu den Symptomen des Absterbens.

IV. Die Teilung, die Entwicklung des Peristoms und die Conjugation.

Die Beobachtungen über Teilung und Neubildung des Peristoms der *Tintinniden* wurde bereits von Daday (45, p. 508—510) zusammengestellt, weshalb ich auf das Historische verzichte und mich bloß auf die Angabe von G. Entz sen. (57, p. 193—194) beschränke, von dem die erste Beschreibung der Entwicklung des Peristoms gegeben wurde. Bei *Tintinnidium fluviatile* erscheint hiernach das neue Peristom „als ein kurzes quer gestreiftes bogenförmiges Band dessen Enden sich allmählich einwärts rollen und zu einem Spiralkranz abschließen. Die adoralen Wimpern (Pectinellen) werden als quergestellte Leistchen angelegt, die allmählich zu einwärts gebogenen Membranellen heranwachsen. Am konkaven Saum des Bogens ist ein sehr feines, zart quergestreiftes Bändchen zu erkennen, welches höchst wahrscheinlich durch Zerfaserung und Auflösung in einzelne Wimpern den paroralen Kranz erzeugt. Sobald sich die adoralen Wimpern zu einem Spiralkranz geschlossen haben, erhebt sich die Umgebung des neugebildeten Peristoms in Form einer Knospe, welche den hinteren Teil des mütterlichen Körpers aufnimmt, um sich schließlich vom vorderen Teilungssprößling abzuschnüren. Der Kern verhält sich, ganz wie dies für *Stentor* charakteristisch ist, während des Teilungsprozesses längere Zeit hindurch anscheinend ganz passiv: die Ausbildung des neuen Peristoms kann bereits weit vorgeschritten sein und auch die neue contractile Vacuole sich herangebildet haben, ohne daß sich am Kern irgendeine Veränderung, die Verlängerung etwa ausgenommen, wahrnehmen ließe (Fig. 7). Die feineren Veränderungen des Kernes und Nebenkernes während ihrer Teilung blieben mir unbekannt: nur so viel kann ich mitteilen, daß ich weder am Kern, noch am Nebenkern eine feine, streifige Struktur wahrnehmen konnte, ferner, daß jugendlichen Kernen die quere spaltförmige Höhle abgeht.“

Seit Veröffentlichung dieser Angaben sind erst in jüngster Zeit wieder zwei Abhandlungen erschienen, die sich auch auf die Neubildung des Peristoms der *Tintinniden* erstrecken. Die eine derselben rührt von Schweyer (131) her, der die Fortpflanzungsweise der *Tintinniden* so auffaßt, daß es eine Teilung in schiefer Längsrichtung sei, wobei das gleich einer Knospe sich ablösende Tier das alte Peristom beibehält. Die zweite Angabe verdanken wir Laackmann (89). Nach der Neubildung des Peristoms — schreibt er — conjugieren

die Kerne der *Tintinniden*, wonach sie sich in eigentümlicher Weise fortpflanzen, welchen Prozeß Laackmann (89, p. 441) folgendermaßen beschreibt:

„Nachdem der adorale Wimperkranz sich vollständig geschlossen hat, vollzieht sich eine Conjugation sowohl des Macronuclei als auch der Micronuclei. Die beiden Hauptkerne erfahren eine Verlängerung, die namentlich bei *Cyttarocylis helix* deutlich wahrzunehmen ist, spitzen sich an den einander zugewandten Enden zu und verschmelzen. Das Verschmelzungsprodukt ist anfangs spindelförmig, an den Enden stark verdickt und zeigt an der Vereinigungsstelle streifige Struktur. Im späteren Stadium wird es wurstförmig, besitzt schwach verdickte Enden und verliert die Streifung. Dann erfolgt in der Mitte eine Verdickung, zugleich ist eine Streifung der Kernstruktur zu beiden Seiten der Ausbuchtung wahrzunehmen. An diesen beiden Stellen vollzieht sich endlich die Abschnürung, so daß das in Teilung befindliche Tier jetzt drei Kerne besitzt, zwei längliche, häufig mit Spalt versehene und einen kugeligen (Tochterkern) ohne Spalt. Letzterer teilt sich nach der Abschnürung des Tochterkernes (selten vorher).“

„Das Verhalten der Nebenkerne ist ähnlich. Ihre Tätigkeit beginnt erst dann, wenn die Hauptkerne verschmolzen sind. Doch vollziehen sich Conjugation und Teilung in kürzerer Zeit, so daß man oft drei Nebenkerne findet, die dem wurstförmigen Hauptkern dicht anliegen.“

Die Conjugation der Macronuclei. Sowohl zwischen den in toto konservierten als auch in den Schnittserien von *Cyttarocylis Ehrenbergii* traf ich öfters Exemplare, an welchen ein in Entwicklung begriffenes Peristom zu sehen war und deren langgestreifte Kerne mit spitzem Ende gegenüberstanden (Taf. XX Fig. 1—4). Auch solche Exemplare habe ich beobachtet, an welchen die Kerne durch eine ziemlich lange Kommissur verbunden waren (Taf. XX Fig. 10). Vor dem Erscheinen der Arbeit Laackmann's erklärte ich mir diese und ähnliche Bilder mit der Teilung, jedoch fiel es mir auf, daß ich immer nur ein miteinander verbundenes Kernpaar vorfand und niemals auch einen ruhenden Kern neben dem sich bildenden Paar, wie es bei der Teilung eines zweikernigen Tieres, wie *Cyttarocylis Ehrenbergii* zu erwarten gewesen wäre. Heute halte ich es nach Laackmann's Mitteilung für sehr wahrscheinlich, daß diese Erscheinung mit der vor der Kernteilung sich abspielende Kernconjugation identisch ist, über deren Verlauf ich folgendes mitteilen kann. Wie bereits besprochen, hat der Hauptkern eine granulierte

Struktur (Taf. XX Fig. 5). Bei der Conjugation der Kerne bildet das Anwachsen, die Vergrößerung und Streckung der Kerne die erste bemerkbare Veränderung, wobei im Kern vacuolenartige Räume sichtbar werden (Taf. XX Fig. 1, 3, 8). Die Umrisse des gestreckten Kerns sind nicht so sehr abgerundet, wie jene der ruhenden Kerne, vielmehr ist er in einen Zipfel ausgezogen (Taf. XX Fig. 1, 2, 3). Dort, wo zwei Kerne am nächsten zueinander gelangen, sind sie in relativ lange Fortsätze ausgezogen, die stets gegen den Stiel gerichtet standen. Trafen die Macronuclei aufeinander, so wurde zwischen beiden eine Lücke, gleichsam ein Spalt sichtbar (Taf. XX Fig. 3), welche an gewissen, weiter vorgeschrittenen Studien verschwand und die sich berührenden Kerne begannen miteinander zu verschmelzen (Taf. XX Fig. 4). In solchen Exemplaren war das Chromatin der sich verbindenden Teile — wie auch Laackmann angibt — in Längsstreifen angeordnet. Fernerhin lassen sich Stadien finden, in welchen die Kerne immer enger miteinander verschmolzen, die fadenförmige Struktur schien zu verschwinden, es werden Körner sichtbar, welche sehr eng nebeneinander stehen und deshalb zusammen den Eindruck eines kompakten Körpers machen. Nach Laackmann (89, p. 441) schnürt sich nun an beiden Enden des Kernes ein Teil dessen ab, wodurch drei Kerne entstehen, diesen Vorgang aber habe ich nicht beobachtet, muß also auf Laackmann verweisen.

Es wurde schon erwähnt, daß ich bei *Dictyocysta templum* einmal sechs Kerne antraf, welche alle in einer Spirale miteinander verbunden waren, welche Erscheinung — da gewöhnlich die Kerne von genannter Art nicht miteinander verbunden sind — vielleicht auch mit dieser vor der Teilung sich abspielenden Conjugation zu erklären ist.

Die Teilung des Macronuclei habe ich an *Tintinnidium pusillum* beobachtet und gefunden, daß dies sich ganz so abgespielt, wie G. Entz sen. angibt: der Kern verlängert und teilt sich, ohne daß irgendwelche Streifung an Micro- oder Macronucleus zu beobachten wäre. Die Teilung der Macronuclei einkerniger Arten, wie z. B. von *Tintinnidium pusillum* ist — wie eben erwähnt — eine einfache Durchschnürung und vollzieht sich, wie die Teilung der Macronuclei anderer Ciliaten. Von zweikernigen Arten hat Laackmann *Tintinnopsis campanula* und *Coxliella helix* nachgewiesen, daß die zwei Macronuclei und auch Micronuclei conjugieren und dann erst erfolgt die Teilung. An *Cyttarocylis Ehrenbergii* und *Tintinnopsis ventricosa* konnte ich den Verlauf dieser Erscheinung auch konstatieren.

Wie erfolgt nun die Teilung der Nuclei an vielkernigen Arten? Diesbezüglich ist aus der Literatur nichts zu entnehmen und auch ich habe keine Beobachtungen gemacht, denke aber, daß auch bei diesen eine Kernconjugation der Teilung vorangeht. Auf dies denke ich aus den Beobachtungen schließen zu können, die ich an *Dictyocysta templum* gemacht habe; wir sahen nämlich, daß bei dieser Art die Kernzahl zwischen 4—8 schwankt: ich fand nun ein Exemplar, dessen sechs Macronuclei in einer spiraligen Wurst miteinander vereint waren, also anscheinlich im Anfangsstadium der Kernconjugation waren; übrigens schreibt schon Haeckel, daß dieser Art „ein länglich-runder, wurstförmig gekrümmter Nucleus“ zukommt. Von *Codonella nationalis* fand ich ein Exemplar (Taf. XVII Fig. 12), dessen Kerne in der Mitte des Körpers vereinigt und augenscheinlich in Conjugation begriffen waren. Diese Beobachtungen scheinen es wahrscheinlich zu machen, daß auch bei vielkernigen *Tintinniden* der Teilung eine Conjugation der Kerne vorausgeht, ähnlich wie bei den *Stentoren*, bei welchen vor der Teilung die rosenkranzartig zusammenhängenden Kernsegmente zu einem wurstförmigen Gebilde verschmelzen.

Die Entwicklung des Peristoms. Außer den am Kern sich vollziehenden Veränderungen finden sich über die Neubildung des Peristoms seit der Publikation Schweyer's keine Angaben. Von G. Entz sen. (57, p. 193—194) aber erfahren wir, daß das Peristom anfänglich ein offener Bogen von Pectinellen sei, welcher sich später zu einem Spiralkranz schließt. Die Pectinellen erscheinen als kurze quergestreifte, später sich verlängernde Lamellchen. Die Umgebung des Peristoms erhebt sich im Verlauf der Entwicklung und der neue Sproß sitzt gleich einer Knospe auf dem mütterlichen Leib, von welchem es sich durch schiefe Teilung ablöst. Der Kern soll bei der Entwicklung des Peristoms keine Rolle spielen.

Sowohl G. Entz sen. wie auch Schweyer haben lebende Tiere untersucht und deshalb die Details dieses Entwicklungsganges nicht beobachten können. Ich habe außer den lebenden Exemplaren und Präparaten in toto auch Längs- sowie Querschnitte studiert und versuche aus diesen das Bild dieses Prozesses zu ergänzen. Meine diesbezüglichen Beobachtungen habe ich hauptsächlich an *Cyttarocylis Ehrenbergii* und *Tintinnopsis campanula* angestellt. Ich möchte noch bemerken, daß ich die Entwicklungsstadien nicht nur gezeichnet, sondern mit Hilfe der Plattenmodelliermethode auch plastisch dargestellt habe.

Das neue Peristom entwickelt sich konstant an derselben Stelle des Tieres und zwar möchte ich sagen an der dorsalen, d. h. dem

Munde und der präoralen Höhle entgegengesetzten Seite; ich habe die Anlage des neuen Peristoms in sieben Fällen stets hier angetroffen.

Meine Untersuchungen überzeugten mich, daß sich das neue Peristom im Innern des Plasmas neben dem Kern anlegt. An den Schnitten jener Exemplare von *Tintinnopsis campanula*, an welchen das neue Peristom in dem allerfrühsten Stadium der Entwicklung war, bemerkte ich, daß, während die Zahl der Macronuclei unverändert blieb, sich die Zahl der Micronuclei vergrößerte (Taf. XVI Fig. 8), denn anstatt eines Micronucleus war im Plasma zwischen den zwei Macronuclei eine Reihe kleiner Körper zu sehen (Taf. XVI Fig. 10); an einem anderen Exemplare derselben Art sah ich auf Schnitten im Plasma ähnliche, aber kleinere Kügelchen in großer Zahl, die in Reihen angeordnet waren und aus jedem dieser Körperchen entsprang eine kurze Cilie (Taf. XVI Fig. 9). Diese Kügelchen halte ich für Basalkörperchen, welche sich, wie es scheint, durch Vermehrung der Micronuclei bilden. An Schnitten anderer Exemplare derselben Art sah ich aber, daß die Neubildung des Peristoms, die Reihe der Basalkörperchen, vom Macronucleus ausgeht, und zwar von dessen Oberfläche. Es scheint, als ob sie durch eine Art Häutung des Macronucleus entstanden waren (Taf. XVI Fig. 12). Ähnliche, aber nicht identische Bilder sah ich auch bei *Cyttarocylis Ehrenbergii*, auch beobachtete ich, daß der Macronucleus in einen Zipfel ausgezogen war, welcher durch feine Plasmafäden mit den Basalkörperchen zusammenhing (Taf. XVIII Fig. 1). Auch in späteren Stadien der Entwicklung fand ich, daß der eine Hauptkern in der Nähe des neuen Peristoms liegt (Taf. XVIII Fig. 8 u. 9) und beide Kerne sind stets derjenigen Seite genähert, wo das in Entwicklung begriffene Peristom zu sehen ist (Taf. XVIII Fig. 3).

Daß die Entwicklung der neuen Pectinellen aus dem Körperplasma, also aus dem Innern des Körpers hervorgeht, hat Günther (154, p. 562) an den mit den *Tintinniden* vielfach übereinstimmenden *Ophryoscolex*-Arten beobachtet. Das neue Peristom dieser *Ciliaten* entwickelt sich in einem „Kanal“, welcher gegen das Ectoplasma mit einer Pellicula abgeschlossen ist und das Peristom durchbricht im Laufe der Entwicklung diese Plasmaschichte. Für eine ähnliche Entstehung von Cilien findet sich im Pflanzenreich ein schönes Beispiel: bei der Entwicklung des Ciliensystems der Spermatozoiden vom *Cycas* schreibt Ikeno (158, 159), daß die Entwicklung der Cilien aus einem dem Centrosoma (vielleicht eher einem Nebenkern) ähnlichen Körper, dem Blepharoplast ausgeht und erst später aus

dem Körperplasma herauswächst. Die Abbildungen, welche Ikeno von diesen Verhältnissen bietet, gleichen auffallend den besprochenen frühesten Stadien der Pectinellenentwicklung der *Tintinniden*, an welchen die Pectinellen aus den Basalkörperchen entsprossen. Da über die Entwicklung der Cilien der *Infusorien* meines Wissens keine Beobachtungen vorliegen, wende ich mich abermals zum Pflanzenreich, wo ähnliche Studien gemacht wurden. So nehmen nach Belajeff (149) auch die Cilien der Spermatozoiden der *Cicadeen* von einem „corpuscule centrale“ ihren Ursprung, welches zu einem Band auswächst und aus dem Plasma an die Oberfläche gelangt. Aus meinen Untersuchungen geht hervor, daß der Nuclearapparat mit dem sich neubildenden Peristom in irgendeiner Beziehung steht, was übrigens bereits a priori angenommen werden dürfte, da wir aus Experimenten wissen, daß sich das Peristom der *Stentor*-Arten (und gewiß auch anderer Ciliaten) nur dann entwickelt, wenn bei der künstlichen Teilung die abgeschnittene Körperhälfte ein Stück des Macronucleus enthält. Diese Experimente lassen es sehr wahrscheinlich erscheinen, daß die Substanz der Basalkörperchen vom Nuclearapparat herstammt.

Aus dem eben Angeführten glaube ich berechtigt zu sein, folgende Schlüsse zu ziehen: 1. die Entwicklung des neuen Peristoms geht vom Innern des Körperplasma aus; 2. bei der Entwicklung der Pectinellen erscheinen zu allererst die Basalkörperchen, dann erst die Pectinellen; 3. die Entstehung der Basalkörperchen hat irgendeine Beziehung zum Nuclearapparat, und daß deren Substanz entweder vom Macro- oder vom Micronucleus herrührt.

Der weitere Entwicklungsgang der Pectinellen ist nach meinen Beobachtungen folgender: Aus den Basalkörperchen sprossen kurze Cilien hervor (Taf. XVI Fig. 9—12; Taf. XVIII Fig. 1, 3), welche durch eine hyaline Membran paarweise verbunden die Zahnlamellchen (primitiven oder Pectinellen erster Ordnung) bilden. Anfänglich sind sie kurze, zugespitzte Plättchen, welche in Reihen stehen und anfangs anscheinlich frei, miteinander nicht verwachsen sind (Taf. XVIII Fig. 3); später verbinden sich die nacheinander stehenden Reihen zu großen Pectinellen, den Pectinellen zweiter Ordnung. Anfangs scheinen die Pectinellen vom Plasma umschlossen zu sein (Taf. XVI Fig. 9, 12; Taf. XVIII Fig. 1, 3), allmählich aber bildet sich eine kleine Aushöhlung um sie, schließlich wachsen sie aus dem Plasma ganz heraus und gelangen an die Oberfläche.

Die hervorgewachsenen Pectinellen sitzen an der Seite einer trichterförmigen Vertiefung (Taf. XVIII Fig. 4; Taf. XIX Fig. 1*f*),

die oft mit einer längeren Aushöhlung in Zusammenhang steht. Die Anordnung der Pectinellen ist besonders an sagittalen, d. h. an solchen Längsschnitten gut sichtbar, an welchen der Schnitt die präorale Höhle des Muttertieres in eine linke und rechte Hälfte teilt. Betrachtet man ein junges Peristom in diesem Stadium der Entwicklung von der Körperfläche des Muttertieres oder studiert man einen tangentiellen Längsschnitt, so zeigt sich das junge Peristom am Körper des Muttertieres als ein quergestreiftes Feld, dessen Streifen fast in rechtem Winkel gegen die Reihe der Basalkörperchen des Muttertieres verlaufen (Taf. XIV Fig. 2—3). Die Streifen sind ziemlich gleich lang und beschreiben in ihrem Verlauf einen Bogen (Taf. XVIII Fig. 9); sie entspringen aus der Nähe des Macronucleus (Taf. XVIII Fig. 8) und laufen nicht parallel, sondern mit dem distalen Ende divergierend und beschreiben im ganzen eine gebogene Linie, ein Stück von einer Spirale (Taf. XVI Fig. 6).

In der weiteren Entwicklung nimmt die Zahl der Streifen zu. An den von mir beobachteten jüngsten Stadien von *Cyttarocylis Ehrenbergii* fand ich (Taf. XVIII Fig. 8, 9) 12, in mehr vorgeschrittenen 13, 14, 16. Im Innern des Plasma scheinen sich hinter den schon vorhandenen Streifen immer neue zu entwickeln, wodurch die älteren gleichsam nach vorn gedrängt und aus der trichterförmigen Vertiefung hinausgeschoben werden.

Bei dieser Art der Entwicklung müssen sich die Anlagen der Pectinellen, die Streifen zufolge ihrer divergierenden Anordnung in eine gebogene Linie, in eine Spirale anordnen (Taf. XVI Fig. 6), weshalb einige dieser Streifen über jene zu liegen kommen, welche an der Stelle der Neubildung in der Tiefe des Plasmas sich befinden. Durch diese Art der Entwicklung kommt also eine Schlinge bildender Spiralkranz von Pectinellen zustande, welcher, ähnlich wie der griechische Buchstabe ϱ aus einem geschlossenen Kranz, dem künftigen Kranz der Pectinellen- und einer mit ihm zusammenhängenden Linie besteht, die in die zukünftige präorale Höhle führt. Der Kranz umschließt ein Feld, an welchem sich keine Pectinellen befinden und welcher sich zum Stempel entfaltet.

Während sich so das neue Peristom entwickelt, senkt es sich in das Körperplasma ein, wodurch über ihm eine vorspringende Plasmaschichte entsteht, ähnlich einer „Traufe" (Taf. XIX Fig. 2*e*). Ich muß noch erwähnen, daß sich auf diese Weise nicht nur die Pectinellen des neuen Peristoms entwickeln, sondern es legen sich auch auf der Körperoberfläche des Muttertieres mit den Peristomalpectinellen zusammenhängende Pectinellenstreifen an, welche viel-

leicht jenen Pectinellen entsprechen, welche zur Auffassung führten (Entz sen., Schweyer), daß an der Körperoberfläche der *Tintinniden* zwischen den Cilienreihen auch Pectinellen vorkommen. Wie bei der Peristombildung, so entstehen auch bei der Conjugation Pectinellen, deren Bedeutung mir aber ganz unklar blieb. Auch das muß ich noch bemerken, daß an einem Exemplar von *Tintinnopsis campanula* das gestreifte Feld des sich neubildenden Peristoms so anlegte, daß das eine Ende mit dem einen, das andere aber mit dem anderen Hauptkern in Verbindung zu stehen schien.

Nachdem sich der Kranz der Pectinellen geschlossen hat, wächst es aus der ihn wie schützend bedeckenden Plasmaschichte der „Traufe“ heraus. Nun sitzt der soweit entwickelte Sproß wie eine Knospe am Mutterleib, welcher sich hierauf in schiefer Richtung teilt. Von den Teilungshälften behält das Individium mit dem neuen Peristom das alte Gehäuse, während jenes mit dem alten Peristom sich ein neues anfertigt.

Im Anschluß an die Entwicklung des Peristoms muß ich noch jener chromatischer Schollen gedenken, welche im Plasma von *Cyttarocylis Ehrenbergii*, *Tintinnus Fraknóii*, *Codonella galea* hauptsächlich in der Nähe des neu angelegten Peristoms anzutreffen sind, welche bereits erwähnt wurden. Die Hauptmasse dieser Körperchen ist meistens zwischen den Hauptkernen zu beobachten (Taf. XIX Fig. 5*c*; Taf. XX Fig. 2—3) und umgibt gewöhnlich das sich entwickelnde Peristom derart, daß es gleichsam an einem chromatischen Polster sitzt, dringt aber auch in den Kragen und Stempel des Sprößlings. In anderen Fällen liegt diese chromatische Substanz im ganzen Plasma zerstreut und ihre Quantität ist sehr variabel; bisweilen zeigt sie sich auch in großer Menge (Taf. XIX Fig. 5*c*), öfters aber ist sie nur sehr spärlich oder überhaupt nicht vorhanden. Auf die Frage, woher diese chromatischen Massen stammen, welchem Zellbestandteil sie entsprechen und was ihre Rolle ist, kann ich keine bestimmte Antwort geben, glaube aber, daß sie durch den Zerfall des Hauptkerns entstehen. In einigen Fällen habe ich nämlich bei *Cyttarocylis Ehrenbergii*, welche Art, wie wir wissen, gewöhnlich zweikernig ist, beobachtet, daß öfters nur ein Kern vorhanden war, an der Stelle des anderen traf ich aber auf eine sich stark färbende sichelförmige Masse (Taf. XIX Fig. 8*c*), welche aus lauter kleinen, ebensolchen Kügelchen bestand, wie die chromatischen Massen. Es scheint somit, daß bei der Entwicklung des neuen Peristoms der eine Macronucleus in lauter kleine Kügelchen zerfällt.

Die ganze Masse bildet anfänglich einen einheitlichen Komplex, später scheint sie sich in dem ganzen Plasma zu zerstreuen.

Das Bild, welches das mit chromatischen Körnerchen erfüllte *Tintinniden*-Plasma zeigt, stimmt in hohem Grade überein mit denjenigen, welche A. Gruber (153) von *Trachelocerca* und R. Gonder (152) von den Arten der mit *Opalina* verwandten *Opalinopsis* und *Chromadina* gaben.

Ob unsere färbbaren Anhäufungen ein Chromidialnetz bilden — wie nach Gonder jener der *Opalinopsis*-Arten — bleibt ferneren Untersuchungen vorbehalten, so wie auch die Entscheidung ihrer physiologischen Rolle.

Vergleichen wir die Entwicklung des Peristoms unserer Tiere mit der Entwicklung anderer *Heterotrichen*, namentlich von *Stentor*, so finden wir ein gewisses Übereinstimmen. Johnson (161) gibt an, daß die ersten Anlagen des neuen Peristoms der *Stentoren* (so wie jener der *Tintinniden*) als ein mehr oder weniger gerade verlaufender Streifen erscheint, welcher die Cilienreihen in einem Winkel durchschneidet. Der Rand dieses Streifens beginnt sich nun einzurollen (Johnson Pl. XXIV Fig. 28), ebenso wie jene der *Tintinniden*. In diesem Stadium beschreibt das Pectinellenband beider Tiere einen mit dem Bug des Buchstaben *D* übereinstimmenden Bogen, woraus bei *Stentoren* die adorale Spirale, bei den *Tintinniden* der adorale Pectinellenkranz wird; die Pectinellen umschließen an beiden Tieren ein Feld, welches bei den *Stentoren* das mit Cilien bewachsene Frontalfeld, bei *Tintinniden* aber den kahlen Stempel darstellt. Die Entwicklung führt bei den *Tintinniden* zu einem Pectinellenkranz, während sie bei den *Stentoren* eine Spirale bildet.

Nach der Hypothese Johnson's (161) führt die Entwicklung der adoralen Zone von *Spirostomum*, *Blepharisma*, *Condylostoma*, *Climacostomum* und *Stentor* zu *Folliculina* und erreicht bei den letztgenannten den Höhepunkt dieser Entwicklungsreihe. Eine andere Reihe mag diejenige sein, welche von *Stentor* abzweigend zu den *Tintinniden* führt und bei diesen ihren Höhepunkt erreicht, falls die *Ophryoscoleciden* nicht auch in diese Reihe zu stellen sind, deren Peristom nach den Abbildungen Günther's (154, 155) und Eberlein's (151) noch viel komplizierter erscheint.

Conjugation. Die Conjugation der *Tintinniden* ist heute noch sehr mangelhaft bekannt. Die ersten Beobachtungen stammen von Fol (66, p. 44). Nach diesem Forscher verlassen die *Tintinniden* bei der Conjugation ihr Gehäuse nicht, sondern hängen aus dem Gehäuse hervorgestreckt zusammen. Die Stelle ihrer Verbindung

ist genau bestimmt und fällt links vom Munde, d. h. der Öffnung der präoralen Höhle. Das Verwachsen ist innig, dauert mehrere Stunden, während welcher Zeit die Conjuganten sich rasch bewegen und sich in ihr Gehäuse nicht zurückziehen können. Fol schildert die Erscheinungen, welche vor der eigentlichen Conjugation zu beobachten sind, ich möchte sagen, dem die Conjugation einleitenden Spiel nicht, dies will ich folgend skizzieren. Am 1. Mai 1903 war *Cyttarocylis Ehrenbergii* im gesammelten Plankton recht häufig und ich bemerkte mit freiem Auge, daß einige von ihnen gedrungener aussahen als andere. Diese sonderte ich ab und erkannte zu meiner Freude, daß es conjugierende Paare waren. Nunmehr richtete sich meine Aufmerksamkeit auch auf die solitären *Tintinniden*. Ich legte 30—40 Exemplare in ein Uhrgläschen und konnte einem eigentümlichen Schauspiele beiwohnen. Von zwei sich anscheinend zufällig begegnenden Individuen „ergriff“ das eine mit seinen Pectinellen des anderen Gehäuse. Das „gefangene“ Exemplar arbeitete mit seinen Pectinellen, als wollte es entschlüpfen, und rutschte infolgedessen zwischen den Pectinellen des Ergreifers hin und her. Als das Dorn des Gehäuses zwischen die Pectinellen des Angreifenden geriet, erfaßte ihn derselbe mit der präoralen Höhle, als wollte er ihn verschlingen; in diesem Zustande erschienen die ineinander geschobenen zwei Tiere wie ein riesiges *Dinobryon* (Taf. XIII Fig. 5). Nun glitt der Angreifer an dem Gehäuse seines Genossen hin und her; als schließlich das Peristom des einen Individuums mit dem Peristom seines Gefährten zusammentraf, hafteten sich beide Körperteile zusammen (Taf. XIII Fig. 6). Einmal ereignete es sich, daß zwei mit ihrem Peristom zusammengeheftete Tiere von einem dritten angegriffen wurden, welches sich so lange zwischen die conjugierenden drängte, bis es sie trennte, worauf es sich dann mit einem der zuerst conjugierten verband. Die verbundenen Paare bewegten lebhaft ihre Pectinellen und schwammen sowohl vor- wie rückwärts. Ihre Vereinigung verlief auf folgende Weise. Die zwei Individuen berührten sich mit ihrem Peristomstempel, hierauf verwuchsen sie zuerst mit einem dünnen Plasmazapfen, welcher aber allmählich zu einer dicken Plasmabrücke anwuchs. In diesem Stadium der Conjugation blieb ihre gegenseitige Lage nicht mehr dieselbe, sie hingen nicht mehr mit Peristom gegen Peristom, sondern, wie auch Fol (66, Pl. IV Fig. 3) angibt, mit der Körperseite zusammen (Taf. XIII Fig. 12), ebenso wie conjugierte *Stentoren*. Laut Fol bleiben die conjugierten Individuen stundenlang in diesem Stadium, meine Exemplare trennten sich indessen nach Verlauf einer $^1/_4$, andere

nach $^3/_4$ Stunden. Hierbei streckte sich der verbindende Plasmazapfen, wurde allmählich dünner und riß schließlich in der Mitte entzwei, worauf beide Tiere weiterschwammen. Ich muß betonen, daß ich dieses Anfangsstadium der Conjugation, dieses „Spiel“ zwar nur an einem Tage, aber nicht an einzelnen, sondern an zahlreichen Exemplaren beobachtet habe. Von conjugierten vermochte ich bloß ein zusammenhängendes Paar zu konservieren. An den von diesen angefertigten Schnitten war an den Kernen noch keine Veränderung wahrzunehmen, aber vom Rande des Peristoms konnte ich die beginnende Entwicklung neuer Pectinellenreihen beobachten.

Hinsichtlich der Conjugation stehen noch einige literarische Angaben zur Verfügung. APSTEIN (1) fand *Tintinnopsis lacustris* in Conjugation, wobei die Conjuganten mit der Mündung des Gehäuses zusammengeheftet waren. Dasselbe beobachtete an dieser Art auch WESENBERG-LUND (144, p. 126) und auch ich (61). Von BRANDT wurde (11, p. 58) *Tintinnopsis nitida* aus dem Karajak-Fjord in großer Menge paarweise mit der Gehäusemündung zusammenhaftend angetroffen; die Vereinigung war so innig, daß die Paare durch Schütteln nicht zu trennen waren. Ebenso zusammenhaftend fand ich auch (28. II. 1903) zwei Exemplare von *Dictyocysta mitra* und mehreremal *Tintinnopsis nucula*. In seiner Monographie gibt BRANDT (12) die bildliche Darstellung der Conjugation folgender Arten:

Tintinnopsis nitida (Taf. 15 Fig. 10),
Coxliella helix (Taf. 29 Fig. 8) und
Ptychocylis obtusa (Taf. 56 Fig. 3).

Jüngst hat BRESLAU (16) und LAACKMANN (89) einige Details über Conjugation der *Tintinniden* mitgeteilt. Nach letzterem Forscher (89, p. 442—443) wurden Conjugationserscheinungen häufig bei *Tintinnopsis ventricosa* CL. u. L. und *Tintinnopsis beroidea* STEIN (BRANDT) im Oktober beobachtet. Die Tiere verschmelzen an einer Stelle des Peristoms. Die verschmolzenen Tiere schwimmen nebeneinander her, so daß die Längsachse der Hülsen parallel laufen. Werden sie durch Erschütterung gereizt, so ziehen sich die Tiere ins Gehäuse zurück, wodurch die Hülsen mit den Öffnungen einander gegenüber in die Stellung gebracht werden, wie sie APSTEIN für *Tintinnopsis lacustris* zeichnet.

„Die Micronuclei erfahren zwei aufeinanderfolgende Teilungen, so daß in beiden Conjuganten 16 Teilprodukte der Nebenkerne vorhanden sind. Von ihnen liegen vier gewöhnlich auf der Verschmelzungsbrücke und zeichnen sich durch besondere Größe und Färbung aus. Die übrigen zwölf sind nur blaß gefärbt. Sie gehen

mit den Macronuclei im späteren Stadium der Conjugation zugrunde. Nach der Teilung zeigen die Tiere im Innern eine große helle, homogene Kugel, daneben zwei runde Micronuclei."

Cysten. Beim Studium der geschlechtlichen Fortpflanzung der *Tintinniden* hat Laackmann (89, p. 441—442) an *Tintinnopsis campanula* eigentümliche Cysten beobachtet, die er, weil in denselben Sporen entstehen, als Sporocysten bezeichnete, welche zweierlei sind: 1. größere Macrosporen, 2. kleinere Microsporen. Beide gleichen in ihrer Form den *Gymnodinium*-Arten. Die Sporen bilden sich in jenen in tiefere Wasserschichten gesunkenen Cysten, und hier dürften die Macro- und Microsporen conjugieren. Außer diesen Cysten besitzen die (hemipelagischen?) *Tintinniden* auch Ruhecysten, deren Membran dicker ist und an einer anderen Stelle des Gehäuses zu beobachten ist.

Cysten wurden zuerst von Claparède und Lachmann bemerkt, später hatte sie Hensen (77, p. 68, Taf. IV Fig. 21 u. 22) wiedergefunden. Laackmann (50, p. 441—442) beschreibt eine Art Sporulation (Flagellatosporenbildung) von *Tintinnopsis campanula.* Nach H. Lohmann (Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. Separat aus Naturwiss. Meeresuntersuch. Kiel N. F. 1908 Bd. 10 p. 269—297) ist das Auftreten der Sporulation wahrscheinlich eine Krankheitserscheinung, welche durch ein parasitisches *Gymnodinium* verursacht wird. Diese Auffassung kann ich nach eigener Beobachtung bestätigen. Ich habe nämlich in Bergen (Norwegen) am 24. Aug. 1908 aus dem Plankton, welches vom Lungegaardswann aus einer Tiefe von 18 m stammt, Exemplare von *Cyttarocystis Ehrenbergii* beobachtet, deren hinterer Körperteil und das Gehäuse dem Anscheine nach mit jenen von Laackmann beschriebenen gymnodinienähnlichen Sporen ganz erfüllt war, welche sowohl von mir als auch von Jörgensen für parasitische Gymnodinien angesehen wurden.

In einigen Gehäusen von *Rhabdonella spiralis,* in einem von *Tintinnus lusus undae* habe ich 1, in einem von *Tintinnus Fraknóii* 4 und von *Coxliella helix* 4 sporenartige Körper einschließende Cysten gefunden, die durch eine mit wässerigem Methylenblau sich lila färbende Membran im Gehäuse von der Außenwelt abgeschlossen waren.

Von den Sporocysten ist noch zu erwähnen, daß schon Haeckel (74) aus dem hinteren Körperteil von *Codonella galea* eigentümliche „Embryonen" beschrieben hat, deren Entwicklung aber unbekannt geblieben ist.

V. Die Nahrungs-, Bewegungs- und andere Lebensäusserungen der *Tintinniden.*

Die Nahrung. Die Nahrung der *Tintinniden* besteht hauptsächlich aus pelagischen Protisten: *Peridineen*, *Coccolithophoriden*, kleinen *Ciliaten* usw. Zur Zeit der *Chaetoceras*-„Epidemie“ (im Quarnero vom November bis März) leben die größeren *Tintinniden* fast ausschließlich von diesen *Diatomeen.* Sie sind gefräßige Tiere, die verhältnismäßig riesige Körper verschlingen können. In einem Exemplar von *Cyttarocylis Ehrenbergii* fand ich z. B. folgende Nahrungskörper: ein *Peridinium divergens*, zwei *Chaetoceras*-Ketten, drei *Coccolithophoriden* und zahlreiche *Chaetoceras*-Stückchen. In einem anderen Exemplar: ein *Peridinium Michaelis* (Taf. XXI Fig. 5), ein *Peridinium divergens* und noch ein Exemplar einer unbestimmbaren Art. In einem dritten Exemplar: zwei *Gonyaulax polygramma* (Taf. XXI Fig. 1), eine andere *Gonyaulax*-Art, zwei *Peridinium divergens* und eine andere *Peridinium*-Art, *Melosira* 1 Stück, *Coccolithophoren* 1 Stück, zahlreiche *Chaetoceras*-Stücke. In vielen Exemplaren fand ich die lange *Ceratium furca* verschlungen; in *Petalotricha* traf ich *Coniferen*-Pollen, sowie auch kleinere *Tintinniden*-Arten (*Coxliella helix*, *Codonella galea*). Die Nahrungspartikel traf ich nicht immer, wie G. Entz sen. erwähnt, in sog. Verdauungsvacuolen eingeschlossen, sie lagen vielmehr gewöhnlich unmittelbar vom Plasma umgeben.

Bewegungserscheinungen. Bei Schilderung der Bewegungserscheinungen sind nicht nur die mit Ortswechsel verbundenen, sondern auch sämtliche andere in Betracht zu ziehen. Und zwar: 1. die eventuellen Plasmaströmungen, 2. die Tätigkeit der pulsierenden Vacuolen, 3. die Aufnahme und Entleerung der Nahrung, 4. das Spiel des „Stempels“, 5. das Ausstrecken und Zurückziehen in das Gehäuse, 6. die Tätigkeit der Cilien, Zahnlamellchen und Pectinellen.

Eine Plasmaströmung habe ich nicht beobachtet. Die Tätigkeit der Vacuolen wurde schon geschildert, wie auch die Entleerung; die Nahrungsaufnahme konnte ich nicht beobachten. Über das „Pumpen“ wurde schon gesprochen und betont, daß es eine letale Erscheinung ist, ebenso wie das „Ausstrecken“ und sich in das Gehäuse „zurückziehen“. Ich habe daher nur noch jener Erscheinungen zu gedenken, welche mit der Tätigkeit der Cilien, Zahnlamellchen und großen Pectinellen in Zusammenhang stehen.

Die Arbeit der Cilien. Die Arbeit, das Schlagen aller Cilien der Körperoberfläche erfolgt natürlich in einer Richtung, und zwar

wie man an den Arten mit hyalinem Gehäuse, z. B. an *Tintinnus Fraknóii* und *T. lusus undae* besonders gut beobachten kann, stets von hinten nach vorn, d. h. vom Ende des Stieles gegen das Peristom. Dieser Schlag der Cilien verursacht, daß alle zwischen den Körper und das Gehäuse geratenen Partikelchen zu dessen Mündung und von hier in das Freie gelangen. Dies ist auch der Grund, weshalb die Fäces, welche in das Gehäuse fallen, in das Freie befördert werden. G. Entz sen. erwähnt (57, p. 191—192) von *Tintinnidium fluviatile*, daß am Vorderteil des Körpers unter den Cilien auch steife Borsten vorkommen, die ermöglichen, daß das Tier in seiner Wohnung kriechen kann. Ich habe diese Vorrichtung nicht beobachtet, kann also darüber auch nichts Näheres mitteilen.

Die Tätigkeit der Pectinellen. Bevor ich die Tätigkeit der Pectinellen schildere, muß ich daran erinnern, daß dieselben am Kragen in schiefer Richtung angebracht sind und daß sie zufolge der geschilderten Beschaffenheit des Kragens bei ihrer Tätigkeit in drei Gruppen zerfallen, und zwar in die längsten adoralen Zahnlamellchen, in die kürzere, in der Mitte stehende mesorale, und in die innerste und kürzeste sog. parorale Zahnlamellchenreihe. In der Ruhe bilden die geschlossenen Pectinellen ein Zelt, indem sie sich über das Peristomfeld beugen und sich mit ihrer Spitze berühren, mit dem Rande aber jede folgende der neben ihm stehenden bedeckt (Taf. XII Fig. 5). Die mesoralen Lamellen sind so angeordnet, daß sie, wenn sich der Pectinellenapparat schließt, immer zwischen zwei parorale Pectinellen sich hineinlegen, wodurch eine schöne wie „geflochtene“ Anordnung derselben entsteht. Die innersten und kürzesten paroralen Reihen scheinen sich bei dieser „Geflechtbildung“ nicht zu beteiligen, offenbar schließen sie sich gesondert. Außer diesem geflochtenen, zeltförmigen Schließen, können sich die Pectinellen auch zusammenfalten, die Falten sind nicht regelmäßig und entstehen dann, wenn man die Tierchen mit rasch wirkenden Giften tötet, so z. B. mit heißer Sublimatlösung. Zufolge dieser Faltung erscheinen die langen Pectinellen natürlich als kurze Gebilde und dies kann die Ursache dessen sein, daß Daday (*Petalotricha* Taf. 21 Fig. 7) die Pectinellen unserer Tierchen so kurz abgebildet hat: er zeichnete eben mit Sublimat fixierte Exemplare.

Wollen wir die Tätigkeit der Pectinellen beschreiben, so müssen wir den Moment als Ausgangspunkt unserer Betrachtung wählen, bei dem das Tier aus dem zeltförmig geschlossenen Zustand wie aus der Ruhe aufschreckend mit seinen Pectinellen zu arbeiten beginnt. Wenn sie sich ausbreiten, schlagen sie seitwärts, wodurch zwischen

zwei langen (adoralen) Pectinellen eine kurze (mesorale) hervortritt (Taf. X Fig. 2; Taf. XI Fig. 2, 4); durch diese Anordnung bilden die adoralen und paroralen Pectinellen auch bei ihrer Arbeit eine Art Geflecht, in welcher sich die innersten, die paroralen Pectinellen wegen ihrer Kürze, nicht beteiligen. Es ist für die Bewegung der *Tintinniden* charakteristisch, daß nachdem sie einige Zeit rasch geschlagen haben, sie auf einmal mit geöffneten Pectinellen gleichsam erstarrt stehen bleiben (Taf. XIII Fig. 9). Es ist dies eine kurze Pause, während welcher die Pectinellen sich gegen die Mitte des Peristoms zu neigen beginnen, wie wenn sie sich schließen wollten, bevor sie aber die senkrechte Stellung erreicht hätten, schlagen sie nach wenigen Sekunden energisch aus und beginnen das Spiel von neuem.

Der Schlag der Pectinellen ist kein regelloses Umherpeitschen, sondern, wie überhaupt die Arbeit der *Ciliaten* eine harmonische, rhythmisch-pulsierende Bewegung. Der ganze Vorgang der Bewegung läßt sich am besten verstehen, wenn man beobachtet, wie das Tier aus der Ruhe aus dem erwähnten starren Zustande sozusagen erwacht. Die erste Pectinelle, die nach der Ruhe in Bewegung übergeht, richtet sich langsam senkrecht auf, beugt sich sodann, wodurch ein Teil derselben in horizontale Lage gerät, schließlich krümmt sie sich nach unten. Unterdessen hat sich auch die Längsansicht, der optische Längsschnitt der Pectinelle geändert; denn während dieselben in der Ruhe bei der Längsansicht S-förmig gekrümmt erscheinen, gehen sie allmählich in eine mit der arabischen Ziffer 2 ähnliche Krümmung über. Verfolgt man eine aktive Pectinelle mit Aufmerksamkeit, so bemerkt man, daß wenn sie schlägt, während sie diese Krümmung vollzieht, sie zufolge der Anordnung am Peristomrand eine Spiralbahn beschreibt.

Jede Pectinelle führt die beschriebene Bewegung aus und zwar eine ebenso rasch wie die andere, in ihrer Bewegung läßt sich nur der Unterschied konstatieren, daß die Tätigkeit entsprechend ihrer gegenseitigen Entfernung eine jede um etwas später ihre Bewegung beginnt. Auf diese Weise geschieht es, daß, wenn die erste Pectinelle ihre Bewegung beginnt, die neben ihr befindliche um eine kurze Zeit, ich möchte sagen einen Takt später, die zweite um zwei, die n-te um n Takte in Aktion tritt, so daß, während die erste ihre Bewegung bereits beendet hat, die n-te sie eben beginnt.

Nach dem äußersten Ausschlag kehrt die Pectinelle allmählich wieder in das Ruhestadium zurück, in welchem sie so lange verharrt, bis sie abermals in Tätigkeit treten muß, wenn nun die Reihe wieder

an sie gekommen ist. Bei dieser rhythmischen Bewegung der Pectinellen lassen sich also zwei Phasen unterscheiden: das Ausschlagen und das Zurückkehren in die Ruhelage. Das Ausschlagen erscheint als eine rasche, energische, aktive Bewegung, während das Zurückkehren in die Ruhelage eine langsame, passive Bewegung zu sein scheint. Während die Pectinellen schlagen und nach kurzer Pause sich langsam passiv krümmen, bewegen sich die Zähnchen am Rande der Pectinellen recht lebhaft.

Es scheint, daß sich die Pectinellen unter normalen Verhältnissen, wenn die Lebensbedingungen ungestört sind, im Takt, wie pulsierend bewegen. Wenn die Lebenstätigkeit auf irgendwelche Weise gestört wird, so offenbart sich dies in erster Linie darin, daß die vordem stramm wie turgeszierenden Pectinellen schlaff erscheinen und arhythmisch arbeiten, regellos umherschlagen.

Die Pectinellen umgeben das Peristomfeld — wie bereits beschrieben wurde — in einem Spiralkranz, jede Pectinelle ist demzufolge in ihrer Tätigkeit als ein senkrecht auf die Fläche des Peristoms angebrachtes Ruder zu betrachten. Bei ihrer Bewegung sind die einzelnen Pectinellen —, wie G. Entz sen. (56, p. 401) betont — in gewissem Grade steif, ich möchte sagen so, wie Pflanzenteile im Turgor, und führen nur bei ihrem Absterben schlangenartige Bewegungen aus, wie dies aus Haeckel's (74) Zeichnungen ersichtlich ist. Alle Pectinellen stehen senkrecht und da einige derselben bis zum Grund der präoralen Höhle hinunterziehen, so erscheint das ganze Pectinellensystem wie ein mit vielen Speichen versehener Schraubenbohrer. Der ganze bewegende Mechanismus der *Tintinniden* aber läßt sich in ultima analysi mit derjenigen eines Bohrers vergleichen: der *Tintinniden*-Körper bildet nämlich die Achse, an welcher die Speichen — die Pectinellen — schief angebracht sind. Zufolge dieser Anordnung üben die Pectinellen einen seitlichen Druck auf das Wasser aus, wodurch das Tier um seine Achse gedreht und gleichsam quirlend vorwärts getrieben wird. Von der Bohrbewegung unterscheidet sich die Bewegungsvorrichtung der *Tintinniden* nur insofern, als jede Pectinelle für sich eingreift, während an einem Bohrer die Speichen mit der Achse zusammen sich als ein einheitliches System benehmen. Da das Pectinellensystem als ein Bohrer sich durch das Wasser bohrt und da sich die *Tintinniden* mittels ihres Peristomfeldes nicht nur nach vorn, sondern auch mit dem Ende des Gehäuses nach vorn bewegen können, muß auch dies mit der Tätigkeit der Pectinellen und mit der Arbeit des Bohrers erklärt werden. Der Bohrer verändert aber die Richtung

seines Vordringens dadurch, daß sich seine Achse in entgegengesetzter Richtung dreht. Die *Tintinniden* können aber ihre Bewegungsrichtung „nach Belieben“ ändern, die Pectinellen müssen folglich auch die Richtung ihres Schlages verändern, d. h. die Pectinellen müssen sowohl übereinstimmend mit dem Zeiger der Uhr, wie auch in entgegengesetzter Richtung schlagen können.

Die Bahn der Bewegung. Obgleich die Bewegung der *Tintinniden* auf einem strengen Mechanismus ruht, bildet die Bahn, die sie beschreiben, demnach keine regelmäßige Kurve, sondern eine außerordentlich launenhafte Zickzacklinie. Man kann sich hiervon überzeugen, wenn man irgend eine *Tintinnide* während der Bewegung mit Aufmerksamkeit verfolgt und die durchlaufene Bahn abzeichnet. Es setzt sich z. B. ein Tierchen in Bewegung und dringt ein Stück geradeaus nach vorn; jetzt bleibt es plötzlich stehen und tanzt an der Stelle nach rechts und links vordringend und wieder an den Ausgangspunkt zurücklaufend; alsbald nimmt es wieder einen Anlauf, wendet sich nach rechts und links, tanzt an einer Stelle, läuft rückwärts, dann wieder nach vorn in unermüdlichem Spiele. Die so belaufene Bahn bildet eine eigene Kurve, welche außer Anlaufen nach vorn und zurück auch aus um einen Punkt sich abspielendem Herumhaschen, Tanzen besteht. Die Erklärung der Bewegung nach vorn und rückwärts versuchte ich schon zu geben, es wäre aber nun auch die tanzende Bewegung sowie das Hinuntersinken zu erklären. Erstere könnte ich mir nicht anders als das rasche Wechseln der Schlagrichtung der Pectinellen erklären, letztere ist aber ein einfaches Sinken infolge des Gewichts, wenn das Tier die Pectinellen nicht bewegt. Diese herumhaschende Bewegung ist ähnlich dem „Tanz“ der Mücken, erinnert aber auch an die ruckweise schwimmende Bewegung der *Copepoden* und ist ein gutes Merkmal, wodurch man die *Tintinniden* leicht von anderen pelagischen *Protisten* z. B. von *Peridinen* unterscheiden kann, welch letztere, sich um ihre Achse quirlend, in einer einheitlichen Linie geradeaus vordringen.



Fig. A.
Die Bahn der Bewegung von *Tintinnopsis ventricosa.*

Die Geschwindigkeit der Bewegung von *Tintinniden* ist eine ziemlich große; sie wird in horizontaler Richtung gewiß das 3—5-fache der Körperlänge pro Sekunde betragen; ich habe aber diesbezüglich keine Messungen vorgenommen. Eine Beobachtung habe ich aber über die Geschwindigkeit des Aufsteigens in den Behältern

aufgezeichnet und gefunden, daß *Cyttarocylis Ehrenbergii* vom Boden des ungefähr 30 cm hohen Glasbehälters in 3 Stunden auf die Oberfläche des Wassers gelangt, steigt also in 1 Stunde zufolge der Pectinellentätigkeit 10 cm. Dies ist eine ziemlich rasche Bewegung, doch läßt sich dadurch das Aufsteigen der *Tintinniden* aus größeren Tiefen (1000—2000 m) kaum erklären, da dazu, daß das Tier 1000 m steigen soll, mit dieser Geschwindigkeit 10000 Minuten erforderlich wären, das heißt, aus 1000 m Tiefe müßte das Tier 416,6 Tage brauchen. Wahrscheinlich spielt bei dem Aufsteigen das veränderte spezifische Gewicht etwa durch Öltropfen eine Rolle. Doch das sind nur Hypothesen, das Nähere wird die Beobachtung dazu bieten. *Tintinnopsis ventricosa* möchte zu diesem Aufsteigen nach meiner Berechnung ungefähr viermal soviel Zeit brauchen.

Wirkung verschiedener Reize. Indem ich die Bewegung der *Tintinniden* studierte, drängte sich die Frage in den Vordergrund, was für Reize ihre Bewegung beeinflusse, ob man an ihnen die an *Protisten* auf Einwirkung einseitiger Reize erfolgenden Tropismen wahrnehmen kann. Meine diesbezüglichen Beobachtungen sollen nun kurz besprochen werden.

Wirkung des Lichtes. Im einfallenden Lichte, wie es aus beigelegter Skizze ersichtlich ist, hatten sich Exemplare von *Tintinnopsis ventricosa* in einem Glascylinder an der Einfallseite des Lichtes,

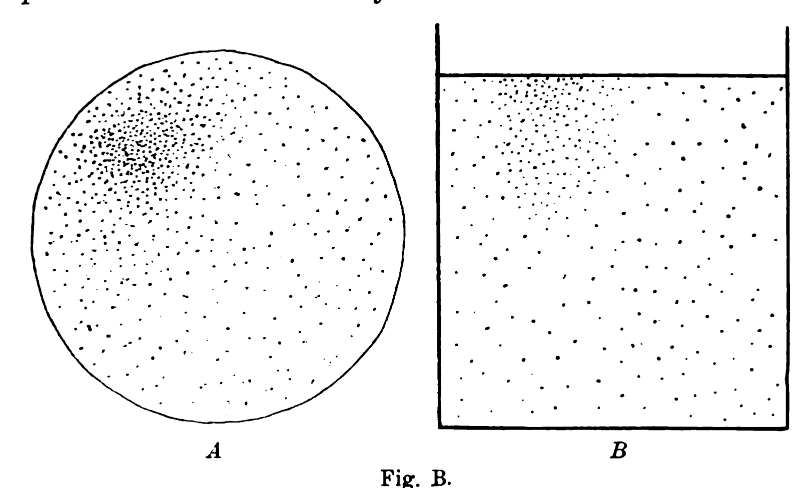


Fig. B.
Wirkung des Lichtes auf *Tintinnopsis ventricosa* in einem Glascylinder. Das Licht fällt von links oben herein. *A* von oben, *B* von der Seite betrachtet.

nahe der Oberfläche angesammelt. Es ist bekannt, daß *Ciliaten* auf Licht nicht recht reagieren, trotzdem scheint hier ein Fall einer Art

Lichtwirkung vorhanden zu sein, doch darf ich nicht verschweigen, daß dieses Ansammeln an der beleuchteten Seite von mir nur einmal beobachtet wurde und dieser eine Fall könnte auch nur zufällig gewesen sein. Jedenfalls müßte ihr Benehmen gegen das Licht noch studiert werden.

Geotropismus. Im Glascylinder strebten die marinen *Tintinniden* an die Oberfläche, welche Erscheinung eventuell auf einen negativen Geotropismus zurückzuführen ist, ähnlich jenem von P. Jensen (Über den Geotropismus niederer Organismen, Pflüger's Archiv, Bd. 53, 1892) für *Paramaecien* beschriebenen negativen Geotropismus, zufolge dessen sie sich in den oberflächlichen Wasserschichten ansammeln. An *Tintinnopsis lacustris* habe ich beobachtet, daß sie sich nicht an der Oberfläche, sondern im Gegenteil am Boden des Gefäßes ansammelte. Wenn sich bei meinen Versuchen *Cyttarocylis Ehrenbergii*, *Tintinnopsis campanula* und *T. ventricosa* als negativ geotropisch verhielten — angenommen, daß wirklich kein anderer Reiz z. B. die veränderte physikalische Beschaffenheit (Konzentration, Oxygenmangel) des Wassers dabei tätig war — so müssen wir *Tintinnopsis lacustris* als positiv geotropisch bezeichnen. Dies wäre aber deshalb interessant, weil wir wissen, daß die *Tintinniden* im oberflächlichen Plankton nicht immer vorhanden sind, und daß sie zu gewisser Jahreszeit wieder verschwinden und in der Tiefe aufzufinden sind. In einem Teil des Jahres scheinen sie also positiv +, in einem anderen hingegen negativ — geotropisch zu sein.

Thigmotaxis. Die *Tintinniden* sind thigmotaktisch reizbar, worauf ich aus folgender Beobachtung glaube schließen zu dürfen. Wenn *Tintinniden* sich, wie bei der Conjugation erwähnt wurde, berührten, „ergriff" das eine das andere und ließ, oder wollte es nicht loslassen; die Berührung muß also auf das Tier einen Reiz ausgeübt haben. Aber nicht nur *Tintinniden*, sondern auch leblose Körper, wie z. B. Bruchstücke von Pflanzen, ein abgerissenes Stückchen von einer Meduse, ein Stück Filterpapier wurden von den *Tintinniden* berührt, und wenn sich eine *Tintinnide* daran „gefangen hatte", kamen bald auch andere hinzu, so daß z. B. ein Papierstückchen allmählich von *Tintinniden* wie von einem Bienenschwarm umgeben war.

Chemotaxis. Daß auch chemische Reize auf die *Tintinniden* wirken, ist wohl selbstverständlich, und bei derselben besprochenen Ansammlung zu einem Schwarm werden gewiß auch chemische Reize, wie z. B. bei *Paramaecien* die von den Tierchen abgeschiedene CO_2, mitspielen. Gewiß spielen auch bei der Conjugation chemische Reize

eine große Rolle. Daß sich die *Tintinniden* in Schwärme ansammeln, wird in der Natur in den Zoocorrenten demonstriert, ob aber die Ursache immer auf Reiz zurückzuführen ist, möchte ich doch bezweifeln und daran erinnern, wie leicht man Schwärme in einem abgeschlossenen Glas durch einfache wirbelnde Bewegung des Wassers verschaffen kann und solche Wirbel können sich gewiß auch im freien Wasser leicht bilden.

Empfindlichkeit. Die *Tintinniden* sind als pelagische Geschöpfe äußerst empfindlich, können deshalb auch schwer am Leben erhalten und noch schwerer konserviert werden; jedoch benehmen sich die einzelnen Arten auch diesbezüglich verschieden. In einem 2—2½ l großen Glaszylinder war bei Zimmertemperatur *Cyttarocylis Ehrenbergii* nach 24 Stunden noch am Leben; *Tintinnopsis ventricosa* und *Tintinnopsis campanula* lebten 2—3 Tage lang; in einem kleineren Gefäß, z. B. in einem Uhrgläschen, vor dem Verdunsten mit einem anderen bedeckt und geschützt, lebten sie aber 1—2 Stunden. *Tintinnopsis lacustris* lebte bei Zimmertemperatur in einem Gefäß von 3—4 l 24—48 Stunden lang (61, p. 217). Am Objektträger unter Deckgläschen sterben sie, gewiß wegen des raschen Wechsels der Konzentration, schon nach ¼ Stunde, ja oft schon nach einigen Minuten. Mit Narcotica betäubt gehen sie rasch zugrunde. *Cyttarocylis Ehrenbergii* verendet auf Einwirkung von Chloroformdämpfen schon in 90 Sekunden.

Dem Seewasser beigemischtes Methylenblau vertragen sie nur sehr kurze Zeit; *Tintinnopsis campanula* lebte einige Minuten in dem Gemisch, bald wurden aber die Kerne sichtbar und das Tier verendete, ohne die Farbe aufgenommen zu haben.

Absterben. Studiert man lebende *Tintinniden*, so bemerkt man nach kürzerer oder längerer Zeit Erscheinungen, die anfangs nicht zu bemerken waren und welche schließlich zum Absterben des Tieres führen. Das erste sichtbare Symptom ist die Unruhe des Tieres. Der Stempel fängt an zu arbeiten und seine Bewegungen werden immer rascher, zuletzt ganz fieberhaft, die Myoneme des Stieles verschwinden, der Stiel wird ganz hyalin und der vordem ganz steife Stiel zieht sich zusammen und streckt sich wieder in die Länge. Nun treten am Stiel Varicositäten auf, schließlich reißt er ab bloß ein Teil ist noch am Tiere zu bemerken, welcher auch bald, ähnlich einer Pseudopodie, mit dem Körperplasma verschmilzt. Hierauf pflegt das Tier sein Gehäuse zu verlassen und schwimmt wie „besessen" rasch davon. Unterdessen hört die Arbeit des Stempels nicht auf, im Gegenteil, er „pumpt" potenziert weiter. Die anfänglich rhyth-

mische und energische Bewegung der Pectinellen geht allmählich in ein lebhaftloses Umherschlagen über. Bald erscheinen auch an den Pectinellen Varicositäten, viele Pectinellen reißen ab und schwimmen noch eine Zeitlang umher. Am hinteren Körperteil werden große unverdaute Nahrungsballen ausgeworfen und zwar nicht am After, sondern an einer beliebigen Stelle. Einmal habe ich auch beobachtet, daß sich ein im Absterben begriffenes Exemplar von *Tintinnus amphora* der Länge nach spaltete, die beiden Hälften bewegten sich, da ihre Pectinellen und Cilien noch eine Zeitlang schlugen. Interessant war das Benehmen von *Codonella orthoceras* und *Codonella galea*, deren Körper sich aus dem Gehäuse weit vorstreckte und rückwärts krümmte, so daß sich das Peristom neben dem Wohnfach entfaltete; andere Arten ziehen sich in das Gehäuse ganz zurück und verenden in diesem Zustand.

Vorkommen. Die *Tintinniden* leben im Salz- sowie Süßwasser; die meisten Arten sind marin, wenige leben in Süßwasser und einige im Salzwasser des Kaspi- und Aralsees (Ostenfeld 120, Minkewitsch 108).

Die Süßwasserarten scheinen kosmopolitisch zu sein, wie die *Protisten* des Süßwassers überhaupt. *Tintinnopsis lacustris* ist z. B. aus folgenden Ländern bekannt (Entz jun. 61, p. 206): Finnland, Rußland, Schweden, Dänemark, Deutschland, Böhmen, Österreich, Ungarn, Italien und der Schweiz; ferner aus Sibirien, aus Ceylon, dem Nyassasee in Afrika, sowie aus Nordamerika.

Die Verbreitung der marinen Arten scheint keine so allgemeine zu sein, wie jene der Süßwasserarten. Brandt teilt (13, p. 63—68) in seiner Arbeit die von der Plankton-Expedition gesammelten *Tintinniden* in eupelagische und hemipelagische Arten, je nachdem sie in der offenen See oder aber in der Nähe der Küsten leben. Andererseits, sagt Brandt, kommen aber auch Arten vor, welche, obgleich sie in der Küstenzone in großer Menge leben, doch auch im freien Wasser anzutreffen sind. Ferner behauptet Brandt, daß sich auch in der Verbreitung der *Tintinniden* Provinzen unterscheiden lassen, was namentlich dann klar hervortritt, wenn man das Plankton großer Seegebiete studiert und deren Ergebnisse vergleicht.

In meiner ungarischen Arbeit (62, p. 97—111) habe ich die Angaben über die Verbreitung der Arten und Varietäten, soweit sie mir zugänglich waren, in einer Tabelle zusammengestellt, will aber diese, sowie auch die auf dieser Tabelle beruhenden Folgerungen in der deutschen Bearbeitung übergehen, da diese Zusammenstellung durch die Arbeit von Brandt überflüssig ist. Soviel ist unstrittig,

daß die Zahl der Arten und Gattungen gegen den Äquator zunimmt. So hat z. B. Paulsen (124) in der See rings um Island bloß 13 Arten gesammelt, wogegen Ostenfeld und Schmidt (122) aus dem Golfe von Aden 25 Arten kennen, obgleich sie nur über ein Material, welches in drei Monaten gesammelt wurde, verfügten. Unter den Arten sind Warm- und Kaltwasserbewohner, die meisten Arten scheinen deshalb dort vorhanden zu sein, wo kalte und warme Strömungen zusammentreffen.

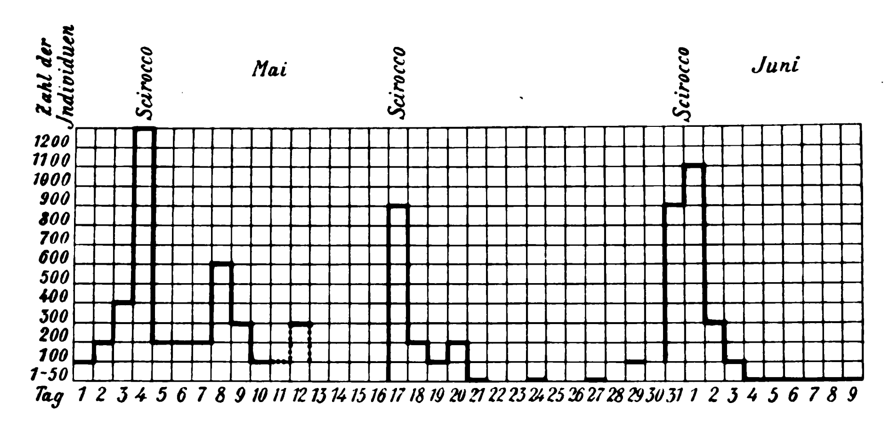
Ein Teil, und wie aus Brandt's Arbeit ersichtlich ist, nur ein kleiner Teil, der Arten ist pantozeanisch, das heißt solche, welche im kalten wie im warmen Wasser vorkommen.

Über die vertikale Verbreitung der *Tintinniden* waren bis jüngst nur spärliche Angaben vorhanden. Chun (42, p. 479) schreibt, daß das Netz im Indischen Ozean in der Nähe der Seychellen aus einer Tiefe von 5071 m bewundernswert viele, leere *Tintinniden*-Gehäuse auf die Oberfläche brachte. Laackmann (89, p. 442 u. 52) berichtet, daß sich die Sporen der *Tintinniden* — in der Kieler Bucht — in der Tiefe, ja wahrscheinlich sogar am Seegrunde entwickeln. Brandt teilt in seiner Monographie auch hinsichtlich der Tiefenverbreitung Angaben mit, aus welchen ersichtlich ist, daß Gehäuse mit wohlerhaltenem Weichkörper auch noch aus beträchtlicher Tiefe (3820 m) gezogen wurden; die *Tintinniden* scheinen mithin im Ozean bis zu ziemlich großer Tiefe zu leben. Die einzelnen Arten scheinen sich hinsichtlich der vertikalen Verbreitung verschieden zu verhalten; denn während, nach Brandt's (13, p. 320—321) Angaben die *Rhabdonellen* kaum in die Tiefe zu verfolgen sind, wurden die *Ptychocylis*-Arten von der Planktonexpedition sowohl an der Oberfläche als auch in einer Tiefe von 200 bis 3820 m angetroffen.

Das zeitliche Erscheinen der *Tintinniden*. Die *Tintinniden* pflegt man, wie allbekannt, aus dem oberflächlichen Plankton zu verschaffen, doch ist ihre Gegenwart — wie alle Forscher hervorheben — recht launenhaft. Wenn man sie an einem Tage zu Hunderten ja Tausenden antrifft, sind sie am nächsten Tage nur vereinzelt zu fischen.

Um der Ursache dieser Erscheinung einigermaßen nahe zu kommen, habe ich planmäßige Zählungen unternommen. Ich suchte zu diesem Behufe in Neapel 1904 vom 9. März bis 10. April aus dem Plankton — von einigen Ausnahmen abgesehen — täglich gewisse *Tintinniden* (*Cyttarocylis Ehrenbergii*) einzeln, oder wenn sie in sehr großer Zahl vorhanden waren (*Tintinnopsis ventricosa* und *T. campanula*) in größerer Menge mit einer Pipette heraus, zählte sie einzeln, oder

bestimmte ihre relative Menge ob wenig, viel, sehr viel vorhanden waren. Die täglichen Angaben vereinigte ich dann in beigefügten Tabellen. Berücksichtigt man aber, von wieviel Zufälligkeiten nicht nur die Zählung, sondern auch das Verschaffen des täglichen Materials abhängt, so wird man den Zahlen keinen allzugroßen Wert zuschreiben.[1])



Die Häufigkeit im Vorkommen von *Cyttarocylis Ehrenbergii* im Plankton des Golfes von Neapel im Monate Mai—Juni 1904.

Soviel läßt sich aber doch gewiß sagen, daß an Tagen mit hoher Individuenzahl, viele, an anderen mit niedrigen Zahlen aber wenige Exemplare einer Art im Plankton zu fischen waren. Dies in Betracht gezogen kann man aus der Tabelle ablesen, daß *Cyttarocylis Ehrenbergii* im März und April 1904 nur sporadisch, im Mai und Anfang Juni aber in großen Mengen anzutreffen war.

Vereinzelt kommen Exemplare von *Cyttarocylis Ehrenbergii* in der Umgebung von Lussin-Grande auch im Juli noch lebend vor. Diese Art scheint also Anfang März im Oberflächen-Plankton zu erscheinen und ist (richtiger gesagt war im Jahre 1904) im März und April vereinzelt anzutreffen, von Anfang Mai bis Mitte Juni scheint sie in großer Zahl an der Oberfläche vorhanden zu sein und war auch im Juli noch in einigen lebenden Exemplaren hier anzutreffen.

Einen ähnlichen Gang im Erscheinen habe ich in Neapel an *Tintinnus subulatus* beobachtet, dessen Kulmination mit jener von *Cyttarocylis Ehrenbergii* zusammen — also auf Mai-Juni — fällt.

---

[1]) In der folgenden Tabelle wurden außer meinen eigenen Beobachtungen auch die Aufzeichnungen von Daday (45) und Zacharias (146) berücksichtigt.

Name der Art: Monat:	X	XI	XII	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Dictyocysta templum	Z				Z										
„ *elegans*															
Codonella galea					D										
„ *cistellula*															
„ *orthoceras*						D									
Tintinnopsis nucula															
„ *beroidea*															
„ *ventricosa*															
„ *Mayeri*						D									
„ *Lobiancoi*							D								
„ *campanula*															
„ *angulata*							D								
„ *Davidoffii*						D									
Coxtiella helix															
„ *annulata*							D								
Cyttacocylis cassis															
„ *Ehrenbergii*							D								
„ *Ehrenbergii* var. *Claparèdei*							D								
„ „ „ *adriatica*															
Rhabdonella Amor															
„ *spiralis*															
Ptychocylis reticulata															
„ *undella*															
Petalotricha ampulla								D							
Undella hyalina															
„ *Claparèdei*															
Tintinnus tubulatus						D									
„ *inquilinus*															
„ *lusus undae*					D	D									
„ *Fraknóii*															
„ *Steenstrupii*															
„ *amphora*															
„ *punctato striatus*															
„ *striatus*															
„ *bursa*															

Das monatliche Erscheinen der gemeinsamen *Tintinniden*-Arten des Golfes von Neapel und des Quarnero. *D* = Daday's, *Z* = Zacharias' Angaben.

Tintinnopsis campanula. Die ersten bemerkte ich (richtiger gesagt zeichnete ich zuerst) am 11. Februar, als sie im Plankton schon in ziemlicher Zahl vorhanden waren. Vom 26. Februar bis 3. März hatte ich sie täglich in ungeheuerer Menge im Plankton angetroffen,

Name der Art: Monat	X	XI	XII	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Dictyocysta mitra		—	—	—	—										
Codonella nationalis		—	—	—	—	D									
„ *perforata*			—	—		—									
„ *ecaudata* (?)					—										
„ *amphorella*			—												
Tintinnopsis Lobiancoi					—										
„ *Bornandi* (?)					—										
Coxliella ampla (?)						—									
Cyttarocylis plagiostoma			—		—	—									
„ *serrata*					—	—									
Xystonella paradoxa			—												
„ *Trefortii*			—		—	D									
Ptychocylis acuminata						D									
„ *orthoceras*								—							
Undella heros			—												
„ *marsupialis*			—												
Tintinnus emarginatus			—	—	—										
„ *acuminatus*		—	—		—	—	—								
„ *minimus*					—										
„ *Ganymedes*						—									
„ *bulbosus*		—	—		—	D									
Tintinnidium neapolitaum				—	—	D									
Tintinnus subulatus					—		—	—		—		—			
„ *angustatus*				—			D								

Das monatliche Erscheinen der *Tintinniden*-Arten des Golfes von Neapel.
D = Daday's Angaben.

vom 4. bis 9. März waren sie in geringerer Zahl zu bemerken, am 11. März wieder in kolossaler Menge, am 12. März traf ich nur wenige und verfolgte ihre Zahl nicht weiter.

Tintinnopsis ventricosa hatte ich am 25 Februar bis 3. März in ungeheurer Menge im Plankton angetroffen; vom 5. bis 13. März waren noch genug viele vorhanden, vom 15. März an, z. B. am 13. April habe ich aber nur mehr vereinzelte beobachtet.

Codonella orthoceras. Am 11. Februar traf ich ziemlich viele später aber, bis 28. März, 2. April nur vereinzelte Exemplare.

Tintinnopsis beroidea. Viele fanden sich am 11. Februar, vereinzelte bis 13. April, als wieder eine größere Menge „auftauchte".

Dictyocysta templum fand ich in vielen Exemplaren am 11. Februar, später aber (in Lussin) bis Ende Juni nur vereinzelt.



Petalotricha ampulla fand ich in Neapel vom 16. Dezember bis Ende März immer nur in vereinzelten Exemplaren. In der Umgebung von Lussin-Grande traf ich diese Art in I und II in ziemlich großer Menge. Nach Fol (66, p. 55) zählt *Petalotricha ampulla* bei Villafranca im Winter (1879—80 und 1880—81) zu den gemeinsten Arten der *Tintinniden* und konnte sie dort zu Hunderten sammeln. Laut mündlicher Mitteilung von Prof. R. Woltereck kam diese Art dort im März 1903 in imposanter Menge vor. In Neapel traf dieselbe so G. Entz sen., wie Daday und ich selbst nur sporadisch, wogegen sie in der Umgebung Lussin-Grande am 17. Januar und 24. Februar 1902 in großer Menge anzutreffen war. Wenn wir diese und auch die anderen Angaben der Tabelle betrachten, fällt es auf, daß die meisten *Tintinniden* des Quarnero und des Golfes von Neapel nicht das ganze Jahr hindurch im Oberflächen-Plankton vorkommen, sondern einige im Winter und Frühling (*Dictyocysta mitra, D. templum, D. elegans, Codonella cistellula, Cyttarocylis cassis, Petalotricha ampulla*), andere wieder in Frühling und Sommer (*Tintinnus lusus undae, T. Fraknóii, T. inquilinus, Cyttarocylis Ehrenbergii, C. helix, Rhabdonella spiralis*). Es scheint also, daß zwischen den Tintinniden dieses Seeteils Kalt-(Winter-Frühling) und Warmwasser-(Frühling-Sommer)Formen vorkommen und nur ein kleiner Teil der Arten scheint das ganze Jahr hindurch im oberflächlichen Plankton antreffbar zu sein (*Tintinnopsis beroidea, Codonella orthoceras, Undella Claparèdei*). Doch müssen diesbezüglich noch viele Beobachtungen gemacht werden und meine Aufzeichnungen können auch nur als Stichproben, die Folgerungen aber nur als Vermutungen aufgefaßt werden. Ich denke, aus der Tabelle herauslesen zu können. daß, wie schon Fol beobachtet hat, die *Tintinniden* besonders bei trübem Wetter an der Oberfläche zu fischen sind. Im Golf von Neapel fällt das trübe Wetter meist mit Scirocco und kräftigem Wellenschlag zusammen. Die Ursache des Zusammentreffens von trübem Wetter und großer Zahl der *Tintinniden* kann vielleicht in folgendem gesucht werden. Die *Tintinniden* nähren sich — wie wir sahen — von *Peridinien, Coccolithophoriden* und anderen *Protophyten*, die, wie Lohmann (104) nachgewiesen hat, nicht in den oberflächlichen Wasserschichten. sondern in einer Tiefe von 40—80 m in großer Menge anzutreffen sind; auch nach Chun (42, p. 227) ist die Hauptmasse des ganzen Phytoplanktons in 40—80 m Tiefe zu finden. Die *Tintinniden* geraten nun vielleicht so in die oberflächlichen Schichten, daß sie ihrer Nahrung nachgehen, wenn aber diese zufolge des trüben Wetters an die Oberfläche steigt, kommen auch

ihre „Jäger“ ihnen nach. Zudem bildet natürlich auch die Wirkung des Windes durch Aufwühlen des Wassers (Scirocco), wie schon DADAY (45, p. 515) bemerkt, einen nennenswerten Faktor, sowie die Strömungen. Allein dies zu entscheiden, stehen noch nicht genug Beobachtungen zur Verfügung, so viel scheint aber bewiesen zu sein, daß die sich aus der sogenannten „Schattenflora“ (LOHMANN (104) nährenden *Tintinniden* ihrer Nahrung nachstrebend in die oberflächlichen Schichten geraten.

Es darf aber nicht vergessen werden, daß diese Erscheinung, wenn an einem Tage mehrere Hunderte, ja Tausende (z. B. 4. V., 17. V., 31. V., 1. VI.) im Plankton vorhanden sind, an anderen aber kaum hundert (z. B. 5. V., 21, 24, 27, 29. V., 2. VI.) aufzufinden sind, dies vielleicht mit dem Zoocorrenten HAECKELS in Zusammenhang steht. Diesbezüglich mußte man dem Plankton-Fischen beiwohnen, was ich leider versäumt habe. Von *Tintinniden* des Süßwassers ist *Tintinnidium fluviatile* nach WESENBERG-LUND (144, p. 125) in den Seen von Dänemark allgemein verbreitet, das Maximum ihrer Häufigkeit fällt in den Mai. *Tintinnopsis lacustris* kam in der Umgebung von Budapest im Jahre 1904, 1905 ebenfalls während des ganzen Jahres vor, war aber in der kühlen Jahreszeit am häufigsten und auch unter der Eisdecke lebten sie; die meisten Exemplare traf ich Ende Mai im Altwasser der Donau bei Ujpest.

Tintinnidium pusillum traf ich im Altwasser der Donau bei Ujpest 1908 27. März in genug großer Anzahl. Hier muß ich noch bemerken, daß das Auftreten einer Art z. B. von *Tintinnopsis lacustris* jahraus jahrein nicht dieselbe ist. Ich habe nämlich wie schon bemerkt, *Tintinnopsis lacustris* im Altwasser der Donau bei Ujpest im Jahre 1904 und 1905 in großer Anzahl, besonders im Mai angetroffen, im Jahre 1908 fand ich aber am selben Orte nur ganz vereinzelte Exemplare, sowohl hier, wie auch im Teiche des Városliget und in anderen Gewässern der Umgebung von Budapest. Im Altwasser der Donau erschien statt ihrer *Tintinnidium pusillum* in ziemlich großer Anzahl. Was die Ursache dieser Tatsache sein könnte, ist mir ganz unklar, da die hydrobiologischen Verhältnisse wenigstens im Altwasser der Donau sich vom Jahre 1905 bis 1908 kaum ändern konnten. Diese Beobachtung an *Tintinnopsis lacustris* warnt aber auch vor einer Überschätzung der adriatischen und neapolitaner Angaben.

A. Die beobachteten *Tintinniden* des Quarnero und Quarnerolo.

1. *Dictyocysta templum* Haeckel.
2. „ *elegans* Ehrenberg.
3. *Codonella galea* Haeckel.
4. „ *cistellula* (Fol) (Taf. XIII Fig. 3).
5. „ *orthoceras* Haeckel.
6. *Tintinnopsis beroidea* Stein.
7. „ *Campanula* Ehrenberg (Taf. VIII Fig. 3).
8. „ *ventricosa* Clap. et Lachm.
9. „ *nucula* Fol.
10. „ *annulata* Daday.
11. „ *Davidoffii* Daday und Varietät *curvicauda* Daday.
12. *Cyttarocylis cassis* (Haeckel) und Varietät *magna* Brandt.
13. „ *Ehrenbergii* (Clap. et Lachm.); in meiner Abhandlung (60) hatte ich sie als *Cytt. Markusovszkyi* Daday bezeichnet; zwei beobachtete Varietäten sind: *Cytt. Ehrenbergii* var. *Claparèdei* Daday und var. *adriatica* (Imhof).
14. *Coxliella helix* (Clap. et Lachm.) (Taf. XI Fig. 7, 8, Taf. XII Fig. 10, 11). In meiner Arbeit (60) bezeichnete ich sie als *Cyttarocylis orthoceras* Möbius.
15. *Coxliella annulata* Daday.
16. *Ptychocylis undella* (Ostf. et Schm.).
17. „ *reticulata* (Ostf. et Schm.).
18. *Rhabdonella spiralis* (Fol.) und var. *Hebe* (?) (Cleve).
19. „ *Amor* (Cleve) var. *simplex* Brandt.
20. *Petalotricha ampulla* (Fol).
21. *Undella hyalina* Daday.
22. „ *Claparèdei* Entz sen.
23. *Tintinnus subulatus* Ehrenberg.
24. „ *angustatus* (?) Daday.
25. „ *inquilinus* (O. Fr. Müller).
26. „ *lusus undae* Entz sen. und var. *tubulosus* (Ostenfeld).
27. „ *Fraknóii* Daday.
28. „ *amphora* Clap. et Lachm.
29. „ *Steenstrupii* Clap. et Lachm.
30. „ *punctatostriatus* (?) (Daday).
31. „ *striatus* (?) (Daday).
32. „ *bursa* (?) (Cleve).

B. Die beobachteten *Tintinniden* des Golfes von Neapel.

1. *Dictyocysta mitra* HAECKEL (Taf. IX Fig. 9, 10).
2. „ *templum* HAECKEL (Taf. IX, Fig. 14).
3. „ *elegans* (?) EHRENBERG (Taf. IX, Fig. 13, 16).
4. *Codonella galea* HAECKEL (Taf. IX Fig. 8, 11, 17, 18).
5. „ *nationalis* BRANDT (Taf. XVII Fig. 12).
6. „ *perforata* ENTZ sen. (Taf. XVI Fig, 5).
7. „ *cistellula* FOL var. *oceanica* (?) BRANDT (Taf. XIII Fig. 2).
8. „ *amphorella* BIEDERMANN (Taf. IX Fig. 1).
9. „ *orthoceras* HAECKEL (Taf. VIII Fig. 6).
10. „ *ecaudata* (?) BRANDT (Taf. VIII Fig. 15).
11. „ *brevicaudata* (?) BRANDT (Taf. VIII Fig. 13).
12. *Tintinnopsis beroidea* STEIN (Taf. VIII Fig. 11, 12).
13. „ *campanula* EHRENBERG und var. *Bütschlii* (?) (DADAY) (Taf. VIII Fig. 2, 9) und var. *infundibulum* (?) (DADAY).
14. *Tintinnopsis Bornandi* (?) DADAY (Taf. VIII Fig. 5, Taf. IX, Fig. 6, 7).
15. *Tintinnopsis ventricosa* (CLAP. et LACHM.) (Taf. VIII Fig. 7, 10, Taf. IX, Fig. 19).
16. *Tintinnopsis nucula* FOL (Taf. XIII Fig. 4, 9 [?]).
17. „ *Lobiancoi* DADAY (Taf. IX Fig. 2, 12 [?]).
18. „ *Davidoffii* DADAY.
19. „ *annulata* DADAY.
20. *Cyttarocylis cassis* (HAECKEL) (Taf. XII Fig. 6).
21. „ *plagiostoma* DADAY (Taf. XII, Fig. 8).
22. „ *serrata* MÖBIUS (Taf. X Fig. 10).
23. „ *Ehrenbergii* (CLAP. et LACHM.) (Taf. XII Fig. 5) mit var. *adriatica* IMHOF und var. *Claparèdei* DADAY, forma *curta* (?) und einer anderen Varietät.
24. *Coxliella helix* (CLAP. et LACHM.) (Taf. X Fig. 3).
25. „ *annulata* (DADAY) (Taf. X Fig. 5).
26. *Xystonella Trefortii* (DADAY) (Taf. IX Fig. 3).
27. „ *paradoxa* (CLEVE) (Taf. XII Fig. 1).
28. *Ptychocylis acuminata* (DADAY).
29. „ *orthoceras* ENTZ jun. (Taf. XI Fig. 5.) Kurze Diagnose an der Seite. 108.
30. *Rhabdonella spiralis* (FOL) (Taf. XX Fig. 36) mit var. *Hebe* CLEVE.
31. „ *Amor* CLEVE (mit var. *cuspidata* BRANDT und *simplex* CLEVE) (Taf. IX Fig. 15).

32. *Petalotricha ampulla* (Fol) (Taf. XI Fig. 2).
33. *Undella hyalina* Daday.
34. „ *marsupialis* Brandt (Taf. IX Fig. 5).
35. „ *Claparèdei* (Entz sen.) (Taf. XIII Fig. 1).
36. „ *Lachmannii* Daday.
37. „ *heros* Cleve var. *c* Brandt (Taf. XIII Fig. 7).
38. *Tintinnus minimus* Entz jun. (Taf. IX Fig. 4). Kurze Diagnose an der Seite. 133.
39. *Tintinnus acuminatus* Clap. et Lachm. (Taf. XII Fig. 3).
40. „ *subulatus* Ehrenberg.
41. „ *Ganymedes* Entz sen.
42. „ *bulbosus* Brandt (Taf. XIII Fig. 10).
43. „ *tuberculatus* (Daday).
44. „ *angustatus* Daday.
45. „ *inquilinus* (O. Fr. Müller) (Taf. XIII Fig. 8).
46. „ *lusus undae* Entz sen. und var. *tubulosus* (Ostenfeld).
47. „ *Fraknóii* Daday.
48. „ *emarginatus* Brandt (Taf. XIII Fig. 8).
49. „ *amphora* Clap. et Lachm. var. *Dadayi* Brandt.
50. „ *Steenstrupii* Clap. et Lachm.
51. *Tintinnidium neapolitanum* Daday.

C. Aus dem Süßwasser beobachtete *Tintinniden*.

1. *Tintinnopsis cylindrica* Daday Balaton, Budapest-Városliget, mit var. *fusiformis* (Daday), Jül-Sö (Dänemark).
2. *Tintinnopsis lacustris* (Entz sen.), forma *laevis* Entz jun., Budapest, forma *reticulata* Entz jun., Jül-Sö (Dänemark).
3. *Tintinnidium fluviatile* Stein, Budapest.
4. „ *semiciliatum* Sterki, Budapest.
5. „ *pusillum* Entz jun., Budapest. Beschreibung an der Seite. 118.

VI. Verwandtschaftliche Beziehungen und systematische Stellung der Familie der *Tintinniden*.

Schon Claparède und Lachmann (20, p. 192) hatten die *Tintinniden* zwischen die *Oxytrichinen* und *Bursarien* gestellt und als eine einheitliche Familie aufgefaßt. Gestützt auf die Angaben beider

Forscher, war anfänglich auch Stein (133, p. 154) geneigt, die *Tintinniden* zu den *Heterotrichen* zu ziehen, hat sie aber nachträglich den *Peritrichen* eingereiht. Zu den *Heterotrichen* zählten sie auch Haeckel (74) und Fol (65, 66). Kent (85, p. 603—613, 615—618, 624—629) faßte die *Tintinniden* nicht als eine einheitliche Gruppe auf und teilte sie in drei Familien. Die eine derselben, die Familie der *Tintinniden*, mit der Gattung *Tintinnus* und *Tintinnidium* betrachtete er als die vierte Familie der *Heterotrichen*, während er in die sechste Familie derselben Ordnung die *Codonellen*, mit der Gattung *Codonella* und *Tintinnopsis* einreihte; die *Dictyocysten* aber, mit der Gattung *Dictyocysta* und *Petalotricha* schildert er als die zweite Familie der *Peritrichen*.

Nach G. Entz sen. (56, p. 407—408) sind die nächsten Verwandten der *Tintinniden* die *Halterien* und stehen mit diesen in engster Beziehung zu den *Oxytrichinen*. In einer späteren Arbeit (Fauna Regni Hungariae 1896 p. 10) stellt Entz sen. die Familie der *Tintinniden* in die Bütschli'sche Sektion der *Oligotrichen* und läßt sie zwischen der Sektion der *Hypotrichen* und *Heterotrichen* der Familie der *Halteriden* (mit den Genera *Halteria*, *Strombidium*, *Strombilidium*) folgen. Daday gibt an, daß (45, p. 517) die *Tintinniden* besonders vermöge der Organisation ihres Peristoms eine besondere Familie repräsentieren, die nicht den *Peritrichen*, sondern den *Heterotrichen* einzureihen ist und zwischen diesen beiden gewissermaßen ein verbindendes Glied bildet.

Bütschli (18, p. 1733—1737) stellt die *Tintinniden* in die Sektion der *Oligotrichen* als eigene Familie zwischen die Familie der *Halterinen* und *Ophryoscolociden*. In seiner Phylogenie leitet Haeckel (Systematische Phylogenie der *Protisten* I. Teil 1894, p. 222) die *Tintinniden* von den *Heterotrichen* und zwar von den *Stentorinen* ab. Brandt schreibt: (13, p. 15) „die *Tintinniden* sind heterotriche *Ciliaten*". Nach Fauré-Fremiet sind die *Tintinniden* heterotriche *Ciliaten* und hält die *Strombidien* für ihre nächsten Verwandten (64, p. 234 bis 235.) Neuerdings wurde von Enriques (55) die systematische Stellung, so wie auch die Phylogenie der *Peritrichen* erläutert, in welche Besprechung auch die *Oligotrichen* und somit auch die *Tintinniden* einbezogen wurden. Enriques beschreibt die Morphologie und Teilung eines interessanten *Oligotrichen*, welcher, wie bereits von Entz sen. erkannt wurde (Fauna Regni Hungariae 1896, p. 10), mit den *Tintinniden* eine sehr große Übereinstimmung zeigt. Von Enriques wird dieser *Ciliat* als neues Genus und neue Spezies unter dem Namen *Turbulina instabilis* beschrieben, ist aber von Stockes

(140, p. 209, Pl. VI Fig. 15, 16) als *Strombidium gyrans* und von Wl. Schewiakoff als *Strombilidium adherens* (Über die geographische Verbreitung der Süßwasser-*Protozoen* St. Petersburg 1893, p. 61, Taf. IV, Fig. 53) beschrieben, von Entz sen. aber unter dem Namen *Strombilidium gyrans* (loc. cit.) angeführt wurde, ganz sicher identisch. An der Oberfläche des konischen Körpers des Tieres sind wie am Körper der *Tintinniden* schieflaufende Längsrippen. Das vordere Körperende wird von einem von rechts nach links gebogenen Spiralkranz großer Pectinellen umgeben, von welchen einige in eine trichterförmige Vertiefung zu verfolgen sind. In der Mitte des Peristomfeldes ist ein pectinellenloses Feld (wie der Stempel der *Tintinniden*) zu beobachten. Abweichend von den meisten *Tintinniden* besitzt *Strombidium* nur einen hufeisenförmigen Macronucleus mit einem nebenständigen Micronucleus. Enriques hält die Form des Macronucleus für so wichtig, daß er eben wegen dieses Charakters diesen *Ciliaten* als vermittelndes Glied zwischen den *Oligotrichen* und *Peritrichen* betrachtet. Den ganz verschiedenen Bau des Peristoms aber hält er für nebensächlich. Wenn ich der Auffassung Enriques' auch nicht beipflichten und von den verwandtschaftlichen Beziehungen der *Oligotrichen* und *Peritrichen* gar nicht überzeugt sein kann, muß ich doch konstatieren, daß durch die genauen Untersuchungen von Enriques die nahe Verwandtschaft des *Strombilidium* mit den *Tintinniden* erwiesen wurde. Namentlich ist die Teilung mit jener der *Tintinniden* überraschend ähnlich.

Auch hier wird an der Seite des Tieres das neue Peristom angelegt, nach dessen Entwicklung sich der langausgezogene Kern zu einem kompakten Gebilde zusammenzieht (bei *Tintinniden* conjugieren die Kerne) und sich dann erst teilt; die Teilung des Körperplasmas ist auch hier eine schiefe (Querteilung?) wie bei den *Tintinniden*.

Auch die Organisationsverhältnisse des *Strombilidium* sind mit jenem der *Tintinniden* ungemein ähnlich; ihre Zusammengehörigkeit wurde also von Enriques mit schwerwiegenden Beweisen gestützt; der Verwandtschaft mit den *Peritrichen* kann ich aber nicht beipflichten.

Aus obigem ist ersichtlich, daß alle Forscher — von Kent und Stein abgesehen — daran festhalten, daß die *Tintinniden* eine einheitliche Familie der *Heterotrichen* bilden und auch meine Untersuchungen überzeugten mich von der Richtigkeit dieser Auffassung. Eine weitere Frage ist aber, ob diese Familie in die Sektion der *Oligotrichen* einzureihen sei? Da ich gefunden habe, daß ihre Körperoberfläche mit zahlreichen Reihen von Cilien bekleidet ist,

können sie nicht *Oligotrichen* benannt werden, oder aber muß die Diagnose der *Oligotrichen* korrigiert werden.

In ihrer Organisation zeigt sich eine hochgradige Übereinstimmung mit den *Stentoren* und mehr mit *Strombilidium*, weshalb ich die Auffassung HAECKELS, daß sie von *Stentor*-Arten abstammen mochten, für richtig halte. Am allernächsten aber scheinen sie zu den *Strombidien* und den *Ophryocoleciden* zu stehen.

Aus dieser Übereinstimmung läßt sich auch ohne nähere Beweisführung soviel folgern, daß die *Tintinniden* den *Strombidien* und *Ophryoscoleciden* (besonders *Entodinium*-Arten) nahestehen und von den *Strombidien* sich hauptsächlich durch ihre mit Cilien bekleidete Körperoberfläche und die Hülse, von den *Ophryocoleciden* aber auch durch den einfachen Spiralkranz peristomialer Pectinellen unterscheiden.

Alles Erwähnte kurz zusammengefaßt, läßt sich über die systematische Stellung der *Tintinniden* so viel sagen, daß sie gehäusebewohnende pelagische *Heterotrichen* sind, die so viele selbständige Merkmale aufweisen, daß sie mit Recht als eigene Familie angesehen werden können und daß sie sich der Familie der *Strombidien* und *Ophryoscoleciden* eng anschließen und zwischen diese und die *Stentoren* einzureihen sind; ihre neu erworbenen speziellen Eigenschaften können als Resultate der pelagischen Lebensweise aufgefaßt werden.

VII. Klassifizierung der Familie der *Tintinniden.*

Seit der ersten Einteilung der *Tintinniden* bis zu der unlängst (1906) erschienenen Monographie (13) BRANDT's wurden die *Tintinniden* stets nach der Beschaffenheit des Gehäuses gruppiert. Der Wert dieser Versuche scheint nach dem, was in den früheren Kapiteln über die Form, feinere Struktur und Entstehung des Gehäuses angeführt wurde, ein nicht eben großer zu sein. BRANDT spricht (13, p. 43) von seinem System auch nur als von einem provisorischen System. Wie BRANDT darin recht hat, dürfte ersichtlich sein, wenn wir z. B. das Genus *Cyttarocylis* und Subgenus *Coxliella* vergleichen. Aus dem oben Angeführten wissen wir, daß beide Formen eigentlich nur Entwicklungsstadien eventuell einer und derselben Art, ja es könnte sein, eines und desselben Exemplars darstellen. Als ein

anderes Beispiel könnte *Codonella orthoceras* angeführt werden, unter welchem Namen mehrere, eventuell in verschiedene Gruppen gehörige „Arten“ zusammengefaßt zu sein scheinen. Auch dürfte daran erinnert werden, daß im Genus *Tintinnopsis* Arten mit lamellösen Deckplättchen und solche mit keulenförmigen Deckplättchen vereint sind, von welchen die ersteren chitinartige, die letzteren aber mucinartige Gehäuse bewohnen (*Tintinnopsis ventricosa* und *T. campanula*). Diese Beispiele mögen genügen zum Beweise dessen, daß es derzeit unmöglich ist, die *Tintinniden* in natürliche, d. h. der Verwandtschaft entsprechende Gruppen zu teilen. Wenn aber einmal nicht nur die morphologischen Verhältnisse des Körpers, sondern auch die Entwicklung des Gehäuses und Tieres selbst bekannt sein wird, werden einer natürlichen Klassifikation keine Schwierigkeiten entgegenstehen, hiervon sind wir aber heute noch sehr fern.

Aus all dem, was wir heute wissen, scheint es wahrscheinlich zu sein, daß die *Tintinniden* eine einheitliche Gruppe (Familie) bilden, doch will ich nicht behaupten, daß man heute vielleicht nicht auch Gehäuse anderer *Infusorien* z. B. von einigen *Stichotrichen* zu den *Tintinniden* zählt. Daß sie eine einheitliche Familie bilden, wird dadurch erwiesen, daß die wichtigsten Merkmale der gründlich an Schnitten studierten Arten übereinstimmen. Allein ebenso wie sich in ihrer Organisation Übereinstimmungen zeigen, gibt es auch minderwertige Differenzen. Dieselben lassen sich in zwei Gruppen teilen und zwar in solche, welche konstant vorkommende Merkmale sind und solche welche bloß als Begleiter der Entwicklung erscheinen. Zu letzteren gehören folgende: 1. die Art und Weise der Befestiguug im Gehäuse; 2. die Zahl der Vacuolen.

Art-, eventuell generische Merkmale scheinen folgende zu sein: 1. die Zahl der Macro- und Micronuclei, entweder konstant nur 1, 2, 4, oder in abweichender Zahl; 2. die Zahl der Peristom-Pectinellen (16, 18, 20, 22, 24 Daday-Brandt); 3. die Form und Ausbildung der Deckplättchen und Begleitkämme; 4. die Beschaffenheit des Stieles und 5. die der Körperoberfläche (Zahl der Cilienreihen) und der Pellicula.

Wenn die *Tintinniden* mit der Berücksichtigung all dieser Verschiedenheiten studiert wären, so ließen sich gewiß Übereinstimmungen feststellen, wonach man die verwandtschaftlichen Verhältnisse klarer beurteilen könnte; solange aber die morphologischen Verhältnisse von gegen 150 Arten und 300 Varietäten bloß von einigen bekannt sind, läßt sich diesbezüglich kaum etwas Bestimmtes sagen.

Dies ist auch die Ursache, warum ich nicht unternehme, eine Einteilung der Familie der *Tintinniden* zu geben. Das einzige, sehr problematische Verdienst dieses Unternehmens wäre wohl nur das: die Zahl der bereits bekannten Systeme um eins noch vermehrt zu haben.

Literaturverzeichnis.

A. Literatur der *Tintinniden*.

Die mit * bezeichneten Abhandlungen kamen mir nicht zu Händen.

1) Apstein, C. (1893): Ein Fall von Conjugation bei *Tintinnen*; Schriften des naturwissenschaftlichen Vereins für Schleswig-Holstein V. 10 p. 2.

2), — (1903): Die während der Fahrt zur Untersuchung der Nordsee (August, 1889) zwischen Norderney und Helgoland gesammelten Tiere 1893. 6. Ber. d. Komm. z. wiss. Unters. d. deutschen Meeres 1887—1891 p. 191—198.

3) — (1896): Das Süßwasserplankton. Kiel und Leipzig.

*4) — (1900): Plankton in Rügenschen Gewässern. in: Wiss. Meeresunters. (Abt. Kiel) V. 5 p. 39—44.

*5) Aurivillius, C. W. S. (1896): Das Plankton der Baffins Bay und Davis Strait. (Festskrift for Lilljeborg p. 181—212. 1 Karte.)

*6) — (1896): Das Plankton des baltischen Meeres. in: Bih. Svenska Ak. V. 21 Afd. 4 N. 8. (*Tintinnen* p. 30—33.)

7) — (1898): Vergleichende tiergeographische Untersuchung über die Plankton-Fauna des Skagerraks in den Jahren 1893—97. Vetensk. Ak. Handl. Bd. XXX No. 3. (*Tintinnen* p. 24, 25, 61, 62, 106—111.)

*8) — (1899): Animalisches Plankton aus dem Meere zwischen Jan Mayen, Spitzbergen, K. Karls Land und der Nordküste Norwegens. in: Svenska Ak. Hand. V. 32 N. 6. (*Tintinnen* p. 18—21.)

9) Biedermann, R. (1892): Über die Struktur der *Tintinnen*-Gehäuse. Kiel p. 1—38, 3 t.

*10) Brandt, K. (1895): Über das Stettiner Haff. in: Wiss. Meeresunters. N. F. V. 1. p. 107—144. 1 Karte. (*Tintinnen* p. 124.)

11) — (1896): Die *Tintinnen*. Bibliotheca Zoologica. Heft 20 Lfg. 2 Stuttgart p. 28, 1 t.

12) — (1906): *Tintinnodeen* der Plankton-Expedition. Ergebnisse der Plankton-Expedition d. Humboldt-Stiftung 1906. Tafelerklärungen nebst kurzer Diagnose der neuen Arten. p. 1—33, 70 t.

13) — (1907): Die *Tintinnodeen* der Plankton-Expedition. Systematischer Teil. Kiel und Leipzig 1907 p. 1—488.

*14) Breemen, P. J. van (1905): Plankton van Nordzee en Zuidersee. (Dissertation, Amsterdam.) Leiden 180 p. (*Tintinn.* p. 50—61 t. 14—17.)

*15) — (1906): Bemerkungen über einige Planktonformen. in: Verhandl. Riyksinstit voor het Onderzoeck der Zee v. 1 No. 5, 7 p. 1 t. (*Tintinn.* p. 6, 7).

16) Dr. Breslau (1906): Eine Anzahl *Tintinnen* aus dem Plankton der Bucht von Rio de Janeiro. Verhandl. d. deutschen Zool. Gesellschaft 1906 p. 260—261.

*17) Bulletins des résultats acquis pendant les courses périodiques publié par le bureau du conseil permanent international pour l'exploration de la mer. Kopenhagen. Von N. 2, November 1902, an Planktonlisten, in denen auch *Tintinniden* aufgeführt werden.

18) Bütschli, O. (1888—1889): *Protozoa* 3. Abt. Infusoria. Bronn's Klassen u. Ordnungen des Tierreichs 1. Bd. Gehäuse der *Tintinniden* p. 1545—1558, Systematik p. 1733—1737 t. 70 Fig. 1—6.

*19) Catalogue des espèces de plantes et d'animeaux observées dans le plankton recueilli pendant les expéditions périodiques depuis le mois d'août 1902 jusqu'au mois mai 1905. in: Publications de circonstance No. 33 (du Conseil permanent international pour l'exploration de la mer). Kopenhagen, Februar 1906. (*Tintinn.* p. 62—67.)

20) Claparède et Joh. Lachmann (1858—1860): Études sur les *Infusories* et les *Rhizopodes.* Genève et Bâle. (*Tintinn.* p. 192—210 t. 8, 9.)

*21) Claparède, R. E. (1863): Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Tiere an der Küste von Normandie angestellt. Leipzig. 18 T. (*Tintinn.* p. 1 t. 1 f. 3.)

*22) Clark, R. M. (1905): Plankton Investigations. in: Rep. on Fishery and Hydrogr. Invest. in the North Sea and adjacent waters 1901—1903, London 1905 p. 162—213.

23) Cleve, P. T. (1899): Plankton collected by the Swedish Expedition to Spitzbergen in 1898. Kongl. Svensk. Vetensk. Akad. Handl. Bd. XXII No. 3. 51 p. 4 t. (*Tintinn.* p. 21—24.)

*24) — (1890): Plankton-Researches in 1897. in: Svenska Vet. Akad. Handlingar. V. 32 N. 7, 33 p.

*25) — (1900): The Plankton of the North Sea, the English Channel and the Skagerak in 1898. in: Svenska. Vet. Akad. Handl. Vol. 32 N. 8 p. 53 mit Textfiguren (*Tintinn.* p. 15—17, 4 Fig.)

*26) — (1900): On the seasonal distribution of some Atlantik plankton-organisms. in: Öfvers. K. Vetensk.- Ak. Förh. V. 56 (1899) N. 8 p. 785—808. (*Tintinnen* p. 795 u. 799.)

*27) — (1900): On the origin of „Gulf-stream-water". in: Öfvers. K. Vetensk. Ak. Förh. V. 56 (1899) N. 9 p. 857—872. (*Tintinnen* p. 863, 864.)

28) — (1900): Some Atlantic *Tintinnodea*, Öfv. of. K. Vet. Ak. Förh. Vol. 56. (1899) N. 10 p. 969—975, mit 12 Textfig.

*29) — (1900): The Plankton of the North Sea, the English Channel and the Skagerak in 1899. in: K. Svenska Vet. Akad. Handl. V. 34 N. 2 77 p. (*Tintinnen* p. 18 u. 19.)

*30) — (1900): Report on the Plancton collected by the Swedish expedition to Greenland 1899. in: Svensk. Vet. Akad. Handl. V. 34 N. 3 22 p.

*31) — (1901): Plankton from the southern Atlantic and the southern Indian Ocean. in: Öfvers. K. Vet. Ak. Förhandl. V. 57 (1900), p. 919—938. (*Tintinnen* p. 920—923, 4 Textfig.)

32) — (1900): Plankton from the Red Sea. Öfversigt of kongl. Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar. Vol. 57 (1900) p. 1025—1038. (*Tintinn.* p. 1029.)

*33) Cleve, P. T. (1901): Plankton from the Indian Ocean and the Malay Archipelago. in: K. Svenska Vetensk.Akad. Handl. V. 35 N. 5, 58 p. 8 t. (*Tintinnen* p. 9—10, 53 t. 7 f. 15.)

*34) — (1901): The seasonal distribution of Atlantic Plankton Organisms. Göteborg. 369 p. (*Tintinnen* p. 99—126.)

*35) — (1902): The Plankton of the North Sea and the Skagerak in 1900. in: Svenska Vet. Ak. Handl. V. 35 N. 7, 49 p. (*Tintinnen* p. 21—23.)

*36) — (1902): Additional Notes on the seasonal distribution of Atlantic Plankton Organisms. Göteburg. 51 p. (*Tintinnen* p. 11—17.)

*37) — (1903): Plankton-Researches in 1901 and 1902. in: Svenska Vet. Akad. Handlingar. V. 36 N. 8, 53 p. (*Tintinn.* p. 19, 30—32.)

*38) — (1903): Report on Plankton collected by Mr. Thorild Wulff during a voyage to and from Bombay. in: Arkiv för Zoologi (Svenska Vet. Ak.) V. 1 Stockholm p. 329—381 t. 16—19. (*Tintinn.* p. 349—352.)

*39) — (1905?): Report on the Plankton of the Baltic Current, collected from August 1903 to July 1904 at the Swedish Coast-Stations Maseskär and Väderöbod, 6 p. u. 1 Kurventafel. in: Sv. Hydrogr. Biolog. Kommiss. Sktrifter V. 2.

*40) — (1905?): On the Plankton from the Swedish Coast-stations Maseskär and Väderöbod, collected during August 1902 to July 1903, and on the seasonal variation of the Plankton of the Baltic Current, 9 p. in: Svenska Hydrogr. Biolog. Kommiss. Skrifter V. 2.

41) Cori, C. F. u. Steuer, A. (1901): I. Beobachtungen über das Plankton des Triester Golfes in den Jahren 1899 u. 1900. Zool. Anz. Bd. XXIV 1901 p. 111—116.

42) Chun, C. (1903): Aus den Tiefen des Weltmeeres. II. Aufl. p. 227.

43) Daday, E. (1886): Ein kleiner Beitrag zur Kenntnis der *Infusorien*-Fauna des Golfes von Neapel. Mitteil. a. d. zool. Stat. Neapel VI. Bd. p. 481—498 t. 25.

44) Daday, J. (1887): A *Tintinnodeák* szervezeti viszonyai. Math. Term. Tud. közlemények XXII. Bd. p. 159—209 t. I—II.

45) — (1887): Monographie der Familie der *Tintinnodeen*. Mitteil. a. d. zool. Stat. Neapel Bd. VII p. 473—591 t. 18—21.

46) — (1892): Die mikroskopische Tierwelt der Mezöséger Teiche. Természetrajzi Füzetek. Vol. XV p. 166—207 t. I Fig. 8—11.

47) Dujardin (1841): Histoire naturelle des *Infusoires.* Paris. p. 561—562 pl. 16 Fig. 5.

*48) Ehrenberg, Chr. G. (1832): Beiträge zur Kenntnis der Organisation der *Infusorien* und ihrer geographischen Verbreitung, besonders in Sibirien. in: Abhandl. Akad. Wiss. Berlin von 1830 (Berlin 1832) p. 1—88. (*Tintinnen* p. 41.)

*49 — (1832): Über die Entwicklung und Lebensdauer der *Infusionstiere*; nebst ferneren Beiträgen zu einer Vergleichung ihrer organischen Systeme. in: Abh. Akad. Wiss. Berlin von 1831 (Berlin 1832) p. 1—154. (*Tintinnen* p. 95.)

*50) — (1835): Dritter Beitrag zur Erkenntnis großer Organisation in der Richtung des kleinsten Raumes. in: Abh. Akad. Wiss. Berlin von 1833 (Berlin 1835) p. 146—336. (*Tintinnen* p. 273—274.)

51) — (1838): Die *Infusionstierchen* als vollkommene Organismen. Leipzig. (*Tintinnen* p. 294—295 t. 30 f. 2, 3.)



*52) Ehrenberg, Chr. G. (1840): Diagnosen von 274 neuen *Infusorien.* in: Monatsb. Akad. Wiss. Berlin p. 197—219. (*Tintinnen* p. 201.)

*53) — (1854): Die systematische Charakteristik der neuen mikroskopischen Organismen des tiefen atlantischen Ozeans. in: Ber. über d. Verh. Akad. Wiss. Berlin p. 236—250. (*Tintinnen* p. 236, 238—239.)

*54) — (1854): Die Microgeologie. Leipzig. Text und Atlas (41 Taf.). (*Tintinnen* t. 35 A f. D.)

55) Enriques, Paolo (1908): Di un nuovo infusorio *Oligotrico* (*Turbilina instabilis* n. gen. n. sp.). in: Rendiconti della R. accademia dei lincei. Roma 1908 Vol. XVII p. 224—235.

56) Entz, G. sen. (1884): Über Infusorien des Golfes von Neapel. Mitteil. a. d. zool. Stat. Neapel Bd. V p. 289—444 t. 20—25. (*Tintinnen* p. 389—416 t. 24.)

57) — (1885): Zur näheren Kenntnis der *Tintinnoden.* Mitteil. a. d. zool. Stat. Neapel Bd. VI p. 185—216 t. 13, 14.

58) — (1901): Einiges über das Variieren der Infusorien. Mathem. u. naturwiss. Ber. a. Ungarn XIX p. 125—144. (*Tintinnen* p. 128—139 fig. 7 a—e.)

59) Entz, G. jun. (1904): Beiträge zur Kenntnis des Plankton des Balatonsees. Resultate d. wiss. Erforschung des Balatonsees. II. (1) Anhang p. 1—36. (*Tintinnen* p. 8—9 fig. 2 a, b.)

60) — (1904): A Quarnero *Tintinnidái.* Állattani Közlemények III. k. p. 121—133 fig. 1—36.

61) — (1905): Die *Süßwasser-Tintinniden.* Mathem. u. naturwiss. Ber. a. Ungarn 1909. Ungarisch erschienen in: Állattani Közlemények Bd. IV 1905 p. 198—218 tab. V—VIII.

62) — (1908): A *Tintinnidák* szervezete. Mathem. és Természettud. Közl. Bd. XXIX 1908 p. 431—567 resp. 1—138 t. I—XIII.

*63) Fauré-Fremiet (1906): Le *Tintinnidium inquilinum.* C. R. Soc. Biol. p. 395.

64) — (1908): Le *Tintinnidium inquilinum.* Arch. f. Protistenk. 1908 Bd. XI p. 225—251 t. 12 u. f. 1—11.

64 a) — (1908): Étude descriptive des Péridiniens et Infusoires Ciliés du Plankton de la baie de la Hougue (av. 2 planches). Ann. d. Sc. Nat. Zool. Sér. IX T. 7 p. 209—240.

65) Fol, H. (1881): Contribution à la connaissance de la famille des *Tintinnodea.* Archives des sciences physiques et naturelles. Troisième période. Tom. 5 Genève p. 5—24 t. 1.

66) — (1883): Sur la famille des *Tintinnodea.* Recueil zoologique Vol. I p. 27—64 t. 4, 5.

67) Frič, A. u. Vávra, V. (1894): Untersuchungen über die Fauna der Gewässer Böhmens. Prag. IV. (*Tintinnen* p. 43 f. 18.)

*68) Gough, L. H. (1905): Report on the Plankton of the English Chanel in 1903. in: Report (No. 2) on Fishery and Hydrogr. Invest. in the North-Sea and adjacent waters 1902—1903, London 1905 p. 325—577, mit Karten.

*79 — (1906): Plankton collected at Irish hight Stations in 1904. in: Fisheries, Irland, Scient. Investig. V. 6.

*70) Gran, H. H. (1900): Hydrographic biological Studies of the North-Atlantic Ocean and the Coast of Nordland. in: Report on Norwegian Fishery- and Marine-Investigations V. 1 N. 5, Kristiania, 92 p. nebst Tabellen und Karten.

*71) Gran, H. H. (1902): Das Plankton des norwegischen Nordmeeres. in: Report on Norwegian Fishery and Marine Investigations V. 2 N. 5, Bergen, 222 p. 1 t. (*Tintinnen* p. 197—199.)

72) Gruber, Aug. (1884): Die Protozoen des Hafens von Genua. in: Nova Acta Leop.-Carol. Ac. Vol. 46 mit 5 t. (*Tintinnen* p. 481.)

73) — (1888): Enumeratione dei *Protozoi* raccolti nel porto di Genova. Estratto degli Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Genova Serie 2.

74) Haeckel, E. (1873): Über einige neue pelagische *Infusorien*. Jen. Zeitschr. f. Med. u. Naturw. Bd. VII p. 561—567 t. 27—28.

75) — (1894): Systematische Phylogenie der *Protisten*. I. Teil. 1894. (*Tintinnen* p. 222.)

76) Henderson, W. D. (1906): Notes on the *Infusoria* of Freiburg in Breisgau. Zool. Anz. Bd. XXIX p. 1—24 fig. 1—6. (*Tintinnen* p. 16—17 fig. 3.)

77) Hensen, V. (1887): Über die Bestimmung des Planktons oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und Tieren. in: 5. Ber. d. Komm. z. wiss. Untersuch. d. deutschen Meere p. 1—108 nebst Tab. u. 6 t. (*Tintinnen* p. 67—71.)

78) — (1890): Das Plankton der östlichen Ostsee und des Stettiner Haffs. 1890. in: 6. Ber. d. Komm. z. wiss. Unters. d. deutschen Meere p. 104—138 nebst 1 t. (*Tintinnen* p. 116—117.)

79) Imhof, O. E. (1886): Über mikroskopische pelagische Tiere aus den Lagunen von Venedig. Zool. Anz. 9. Jahrg. p. 101—104.

80) — (1886): Neue Resultate über mikroskopische pelagische Tiere aus dem Mittelmeer. Zool. Anz. 9. Jahrg. p. 198—200.

81) Jörgensen, E. (1899): Über die *Tintinniden* der norwegischen Westküste. in: Bergens Museum Aarborg 1899 p. 48, 3 t.

82) — (1900): *Protophyten* und *Protozoen* im Plankton aus der norwegischen Westküste. in: Bergens Museum Aarborg 1899 N. 6 112 p. 5 t. 83 p. Tabellen. (*Tintinnen* p. 95 t. 2 f. 13.)

83) — (1900): Protistenplankton aus dem Nordmeere in den Jahren 1897—1900. Bergens Museum Aarborg 1900 N. 6 p. 37, 3 t. (*Tintinnen* p. 4—19.)

84 — (1905): The *Protist* Plankton and the *Diatoms* in Bottom Samples. in: O. Nordgaard, Hydrographical and biological Investigations in Norwegian Fjord, Bergens Museum Skrifter 254 p. 21 t. (*Tintinnen* p. 142—145.)

85) Kent Saville (1880—1882): A Manuel of the *Infusoria* London. V. 3. (*Tintinnen* p. 603—613, 615—618, 624—629, t. 31, 32 f. 25—31.)

86) Knusden, M. og Ostenfeld, C. (1900): Jagttagelser over Overfladevandets Temperatur. Saltholdighed og Plankton. Kjobenhavn.

87) Kofoid, Ch. A. (1905): Some new *Tindinnidae* from the Plankton of the San Diego Region. University of California. Publications Zoology Vol. 1 N. 9 p. 287—306 t. 26—28.

*88) Kuhlgatz, Th. (1898): Untersuchungen über die Fauna der Schwentinemündung. (Diss. Kiel.) in: Wissenschaftl. Meeresuntersuch. V. 3. (*Tintinnen* p. 120—121.)

89) Laackmann, H. (1906): Ungeschlechtliche und geschlechtliche Fortpflanzung der *Tintinnen*. Zool. Anz. Bd. XXX p. 440—443.

90) — (1906): Ungeschlechtliche und geschlechtliche Fortpflanzang der *Tintinnen*. Inaugural-Dissertation, Kiel, Taf. I—III. Wiss. Meeresuntersuch. Vol. 10 p. 15—38 t. 3.



91) Laackmann, H. (1907): Antarctische *Tintinnen*. Zool. Anz. Bd. XXXI p. 235—239 Fig. 1—13.

92) Lamarck (1816): Histoire naturelle des animaux sans vertèbres. Paris 1815—1818. V. 1—5. (*Tintinnen* p. 27.)

*93) Lauterborn, H. (1894): Die pelagischen *Protozoen* und *Rotatorien* Helgolands. in: Wiss. Meeresuntersuch. N. F. Bd. 1 Heft 1 p. 207—213.

94) Leidy, Joseph (1879): Fresh-water *Rhizopods* of North-Amerika. in: Report of the U. St. Geological Survey. V. 12 Washington 324 p. 48 t. (*Tintinnen* nur p. 108, 109 t. 12 f. 19—21, t. 16 f. 35.)

95) Lemmermann, E. (1904): Das Plankton schwedischer Gewässer. Arch. f. Botanik Bd. II No. 2 Stockholm p. 2—209 t. 1—2. (*Tintinniden* sind an vielen Stellen erwähnt.)

*96) Levander, K. M. (1892): Verzeichnis der während des Sommers 1891 bei Rostock beobachteten *Protozoen*. p. 5.

97) — (1894): Materialien zur Kenntnis der Wasserfauna in der Umgebung von Helsingfors, mit besonderer Berücksichtigung der Meeresfauna. in: Acta Societ. pro fauna et flora fennica 12 Helsingfors p. 115 t. 3. (*Tintinnen* p. 88—92 t. 3 fig. 6—9.)

*98) — (1900): Über das Herbst- und Winterplankton im finnischen Meerbusen und in der Alands-See 1898. in: Acta societatis pro fauna et flora fennica V. 18 Helsingfors p. 1—25. (*Tintinnen* p. 16—19 f. 2—5.)

*99) — (1901): Zur Kenntnis des Planktons und der Bodenfauna einiger seichten Brackwasserbuchten. in: Acta societ. pro fauna et flora fennica Vol. 20 No. 5 Helsingfors p. 1—34.

*100) — (1901): Übersicht der in der Umgebung von Esbo-Löfö im Meereswasser vorkommenden Tiere. in: Acta societ. pro fauna et flora fennica V. 20 No. 6 Helsingfors p. 20. (*Tintinnen* p. S. 9.)

*101) Linko, A. (1904): Plankton des Barents-Meeres. in: L. L. Breitfuss. Exped. f. wiss.-praktische Untersuchungen an der Murman-Küste, St. Petersburg 1904 p. 13—18. (*Tintinnen* p. 14—15.)

102) Lohmann, H. (1899): Über den Auftrieb der Straße von Messina. Ber. Akad. Berlin.

*103) — (1901): Über das Fischen mit Netzen aus Müllergaze Nr. 20 zu dem Zwecke quantitativer Untersuchungen des Auftriebes. in: Wiss. Meeresuntersuch. Abt. Kiel N. F. V. 5 Heft 2 p. 47—66. (*Tintinnen* p. 59.)

104) — (1902): Neue Untersuchungen über den Reichtum des Meeres an Plankton und über die Brauchbarkeit verschiedener Fangmethoden. Zugleich auch ein Beitrag zur Kenntnis des Mittelmeerauftriebes. Wiss. Meeresunters. N. F. Bd. 7 Abt. Kiel p. 1—87 4 Taf. 1 Fig. (*Tintinnen* p. 14, 15, 36—42, 72, 75.)

105) — (1903): Untersuchungen über Tier- und Pflanzenwelt, sowie über die Bodensedimente des Nordatlantischen Ozeans zwischen dem 38. u. 50. Grade nördl. Breite. in: Sitz.-Ber. Akad. Berlin p. 560—583.

105a) — (1908): Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. Sep. aus wiss. Meeresuntersuch. N. F. Kiel Bd. 10 p. 296—297.

106) Mereschkovsky, C. (1879): Studien über *Protozoen* des nördlichen Rußland. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 16 p. 153—248 t. 10, 11. (*Tintinnen* p. 160—162 t. 10 fig. 12, 40.)

107) Mereschkovsky, C. (1881): On some new or little known *Infusoria*. Ann. Mag. N. H. Ser. 5 Vol. 7 p. 209—219 t. 12.

*108) Minkewitsch, R. K. Leider kenne ich nur die Abbildungen seiner *Codonella relicta*, welche ich von Herrn C. H. Ostenfeld erhielt.

109) Möbius, K. (1887): Systematische Darstellung der Tiere des Planktons, gewonnen in der westlichen Ostsee und auf einer Fahrt von Kiel in den Atlantischen Ocean bis jenseits der Hebriden. Separat-Abdruck aus dem V. Bericht der Komm. zur wiss. Untersuch. der deutschen Meere in Kiel p. 111—125 t. 7, 8. (*Tintinnen* p. 119, 120 t. 8 fig. 28—40.)

110) — (1888): Bruchstück einer *Infusorienfauna* der Kieler Bucht. in: Arch. f. Naturgesch. Vol. 1 p. 81—116 t. 4—10. (*Tintinnen* p. 92—93.)

*111) Müller, J. (1841): Über den Bau des *Pentacrinus caput Medusae*. Abh. Akad. Berlin 1. Teil p. 177—248, 6 t. („*Kanzel*" p. 233 t. 6 fig. 6.)

112) Müller, O. Fr. (1776): Zoologiae Danicae Prodromus.

113) — (1786): *Animalcula infusoria*. Havniae.

*114) Nordgaard, O. (1889): Contribution to the Study of Hydrography and Biology on the Coast of Norway. in: Bergens Museum Rep. Norweg. Marine Investig. 1895—97, 30 p. (*Tintinnen* p. 28.)

115) Nordquist, O. (1890): Bidrag till käwnedomen om Bottinska vikens och norra Österjöns evertebratfauna. in: Meddel. Societ. Fauna Flora Fennica p. 83—128 t. 1. (*Tintinnen* p. 125—127 fig. 1—5.)

116) Okamura, K. (1907): An Annotated list of Plankton Microorganisms of the Japanese Coast. Annotationes zoologicae Japonenses 1907 Vol. VI Part. II p. 136—140 t. 6 fig. 49—68.

*117) Ostenfeld, C. H. (1899): Plankton. in: Knudsen og Ostenfeld, Jagttagelser over Overfladevandets Temperatur, Saltholdiged og Plankton paa islandske og grönlandske Skibsrouter i 1899. Plankton S. 47—93 nebst Tabellen. Kopenhagen. (*Tintinnen* p. 61—64.)

118) — (1899): Über *Coccosphaera* und einige neue *Tintinniden* im Plankton des nördlichen Atlantischen Ozeans. Zool. Anz. Bd. 22 p. 433—439 fig. 2a—h.

119) — (1900): Jagttagelser over Overfladevandets Temperatur, Saltholdighed og Plankton paa islandske og grönlandske Skibsrouter i 1899. Kopenhagen. (*Tintinnen* p. 59—62.)

120) — (1901): *Phytoplankton* fra det Kaspiske Hav. (Phytoplankton from the Caspian Sea.) in: Saertryk of Vidensk. Meddel. fra den naturh. Foren. in Kbhvn. 1901 p. 129—139 fig. 1—10. (*Tintinnen* p. 131, 132.)

*121) — (1907): *Protophyten* und *Protozoen* aus dem Benguelastrom und dem Indischen Ozean bei Dar el Salam. in: Sitz.-Ber. Niederrh. Ges. Bonn 1907. (*Tintinnen* p. 4 u. 15.)

122) Ostenfeld, C. H. og Schmidt, J. (1901): Plankton fra det Rode Hav og Adenbugten. (Plankton from the Red Sea and the Gulf of Aden.) Saertryk of Vidensk. Meddel. fra den naturh. Fonening i Kbhvn. p. 141—182. (*Tintinnen* p. 177—182 nebst 5 Textfig.)

123) Ostenfeld, C. H. og Paulsen, O. (1904): Planktonprover fra Nord-Atlanterhavet (c. 58°—60° N. Br.), samelde in 1899 of Dr. K. J. V. Steenstrup. Saertryk of Meddelelser om Grönland XXVI Kobenhavn p. 139—207.

124) Paulsen, O. (1904): Plankton Investigations in the Waters round Iceland in 1903. Meddelelser fra Kommissionen for Havenundersogelser. Serie: Plankton. Bind I Nr. 1, 41 p. 2 Karten.



*125) Redecke, H. C. (1902): Note sur la composition du Plankton dell'Escaut oriental. in: Tijdschr. d. Ned. Dierk. Vereen. (2) V. 7 p. 243—253 t. 16.

*126) — (1902): Overzicht over de samenstelling vom het Plankton Oosterschelde. in: Hoek, Rapport over de oorzaken van den achteruitgang in hoedanigheid van de Zeeuwsche oester, s'Gravenhagen, Bijlage C., p. 115—145. (*Tintinnen* p. 119, 131, 132 t. 5 f. 2—4.)

*127) Rees, J. van (1884): Bijdragen tot de Kennis der Oosterschelde fauna, Protozoen. in: Tijdschr. Nederl. Dierk. Supl. Del. p. 592—673 t. 16.

*128) Sand, R. (1897): *Nematopoda cylindrica.* in: Mem. Soc. Belge de Microscopie T. XXII p. 85—99, 7 fig.

129) Schmidt, J. (1901): Some *Tintinnodea* from the Gulf of Siam. Saertryk of Videns. Meddel. fra den naturn. Forening i Kobenhavn p. 183—190 mit 6 Textfig.

130) Schrank, P. (1803): Fauna Boica II. Bd. 2. Abt. p. 317.

131) Schweyer, A. (1905): Über den Bau und die Vermehrung der *Tintinnodea.* Soc. Imp. Natural St. Pétersbourg T. XXXV p. 3—5 und Zool. Centralbl. Bd. XII p. 173. Ref. von E. Schultz.

132) Stein, F. (1854): Die *Infusionstiere* auf ihre Entwicklung untersucht. Leipzig

133) — (1867): Der Organismus der *Infusorien.* Vol. II Leipzig p. 151—155.

134) Sterki, V. (1879): *Tintinnus semiciliatus.* Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXII p. 460—465 Taf. XXVIII Fig. 5—9.

135) Steuer, A. (1902): Beobachtungen über das Plankton des Triester Golfes im Jahre 1901. Zool. Anz. Bd. XXV 369—372.

136) — (1903): Beobachtungen über das Plankton im Jahre 1902. Zool. Anz. Bd. XXVII p. 145—148.

138) — (1905): Mitteilungen aus der k. k. zoologischen Station in Triest. No. 8. Beobachtungen über das Plankton des Triester Golfes im Jahre 1902. Zool. Anz. Bd. XXVIII p. 228—230.

*139) Stokes, A. C. (1884): The Microscope. Ibid. May.

140) — (1888): Fresh-Water *Infusoria.* in: Journ. of the Trenton Nutural History Society Trenton 1888. (*Tintinnen* p. 207.)

*141) — (1893): Notices of some undescribed *Infusoria* from brackisch waters of the Eastern United State. in: Journ. R. Micr. Soc. London p. 298—302 t. 5.

142) Vanhöffen, E. (1897): Die Fauna und Flora Grönlands. Grönland-Expedition d. Ges. f. Erdkunde z. Berlin 1891—93 Bd. II 1. Teil Berlin Vol. 1 p. 139—320. (*Tintinnen* p. 271, 272, 288, 291, 293—320 t. 5 2. T.)

143) Vorce (1881): Is it *Tintinnus*? Amer. monthly microscop. Journ. Vol. 2 p. 223—234.

144) Wesenberg Lund, C. (1904): Studier Over de Danske Stoers Plankton, Kopenhavn. p. 1—223 u. 1—44 t. 1—10. (*Tintinnen* p. 125—126 u. 27.)

144 a) — (1908): Plankton Investigations of the danish lakes. General part the baltic freshwater plankton, its origin and variation. I. Text. II. Appendix. 46 Tafeln. (*Tintinnen*: Text, p. 266, 282, 294.)

145) Zacharias, O. (1905): Hydrobiologische und fischerwissenschaftliche Beobachtungen an einigen Seen der Schweiz und Italiens Forschungsber. a. d. biol. Station zu Plön. Bd. XII p. 169—302 mit 18 Textfig. (*Tintinnen* p. 214, 224.)

146) — (1905): Über Periodizität, Variation und Verbreitung verschiedener Planktonwesen in südlichen Meeren. Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkunde Bd. I p. 498—575.

B. Von anderen Gebieten citierte Literatur.

147) Awerinzew, S. (1903): Beiträge zur Kenntnis der marinen *Rhizopoden*. Mitteil. zool. Stat. Neapel Bd. XVI.

148) — (1906): Die chemische Zusammensetzung der Gehäuse bei den *Süßwasser-rhizopoden*. Arch. f. Protistenk. Bd. VIII.

149) Belajeff, W. (1898): Über die Cilienbildner in den spermatogenen Zellen. Ber. d. deutsch. botan. Ges. Bd. XVI.

150) Bezzenberger, E. (1903): Über *Infusorien* aus asiatischen Anuren. Arch. f. Protistenk. Bd. III.

151) Eberlein, R. (1895): Über die im Wiederkäuermagen vorkommenden ciliaten *Infusorien*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LIX.

152) Gonder, R. (1905): Beiträge zur Kenntnis der Kernverhältnisse bei den in *Cephalopoden* schmarotzenden *Infusorien*. Arch. f. Protistenk. Bd. V p. 240—262.

153) Gruber, A. (1884): Über Kern und Kernteilung bei den *Protozoen*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XL.

154) Günther, A. (1899): Untersuchungen über die im Magen unserer Haus-wiederkäuer vorkommenden *Wimperinfusorien*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXV.

155) — (1900): Weitere Beiträge zur Kenntnis des feineren Baues einiger *Infusorien* aus dem Wiederkäuermagen und dem Coecum des Pferdes. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXVII.

156) Gurwitsch, A. (1901): Studien über Flimmerzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVII.

157) Hertwig, R. (1902): Die *Protozoen* und die Zelltheorie. Arch. f. Protistenk. Bd. I.

158) Ikeno, S. (1898): Untersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtsorgane und den Vorgang der Befruchtung bei *Cycas revoluta*. Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. XXXII.

159) — (1904): Blepharoblasten im Pflanzenreich. Biol. Centralbl. Bd. XXIV.

160) Jensen, Paul (1892—1893): Über den Geotropismus niederer Organismen. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 53, 1893.

161) Johnson, P. (1893): A contribution to the morphology and biology of the *Stentors*. Journ. of Morphol. Vol. 8.

162) Koltzoff, N. K. (1906): Studien über die Gestalt der Zelle. 1. Untersuchungen über die Spermien der *Decapoden* als Einleitung in das Problem der Zellengestalt. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXVII.

163) Kowalewsky, M. (1882): Beiträge zur Naturgeschichte der *Oxytrichinen*. Physiogr. Denkschr. Warschau Bd. II. (Polnisch.) Deutscher Auszug Biol. Centralbl. Bd. III.

164) Maier, H. N. (1903): Über den feineren Bau der Wimperapparate der *Infusorien*. Arch. f. Protistenk. Bd. II.

165) Neresheimer, E. R. (1903): Über die Höhe histologischer Differenzierung bei heterotrichen *Ciliaten*. Arch. f. Protistenk. Bd. II.

166) Prowazek, S. (1902): Protozoenstudien. III. *Euplotes harpa* Ehrbg. aus dem Zool. Inst. d. Univ. Wien u. d. Zool. Stat. in Triest T. XIV H. 1 p. 81.

167) — (1903): Beitrag zur Kenntnis der Regeneration und Biologie der *Protozoen*. Arch. f. Protistenk. Bd. III p. 44–59.

168) Schuberg, A. (1888): Die *Protozoen* des Wiederkäuermagens. Zool. Jahrb. Bd. III, Abt. f. Systematik, Geographie u. Biologie der Tiere.



169) Thon, K. (1905): Über den feineren Bau von *Didinium* O. F. M. Arch. f. Protistenk. Bd. V.
170) Vignon, P. (1900): Sur l'histologie du tube digestif de la larve de *Chironomus plumosus*. Compt. Rend. Tom. 128.
171) Wallengreen, H. (1902): Zur Kenntnis des Neubildung- und Resorptionprozesses bei der Teilung der hypotrichen *Infusorien*. Zool. Jahrb., Abt. f. Morph. Bd. XV.

X. Tafelerklärung.

Die Bedeutung der Buchstaben.

a = Basalkörperchen.
al = After.
b = Bacterioidkörperchen.
c = chromatische Schollen.
d = Stempel.
e = Schützende Plasmaschicht „Träufe“.
f = das sich neu entwickelnde Peristom.
fb = Fibrillen.
fl = Zahnlamellchen.
g = Kragen.
ga = Schlund.
gy = Spiralfurche.
h = Gehäuse.
k = Deckplättchen.
ko = Stiel.
m = Macronucleus.
mi = Myophane.
n = Micronucleus.
p = Pectinellen.
pa = adorale Pectinellen.
pi = präorale Höhle.
pm = mesorale Pectinellen.
pp = parorale Pectinellen.
t = Nahrungsballen.
tö = Stachel am Gehäuse.
v = contractile Vacuole.
x = Grund der präoralen Höhle.
y = Öffnung am Gehäuse.

Tafel VIII.

Fig. 1. *Tintinnopsis cincta* (Clap. et Lachm.) (= *T. campanula* Ehrbg. forma *cincta* Clap. et Lachm.). Neapel. 550 : 1.

Fig. 2. *Tintinnopsis Bütschlii* Daday (= *T. mortensis* (?) Schmidt). Neapel. 500 : 1.

Fig. 3. *Tintinnopsis campanula* Ehrbg. Quarnero. 500 : 1.

Fig. 4. *Tintinnopsis annulata* Daday. Neapel. 500 : 1.

Fig. 5. *Tintinnopsis Bornandi* (?) Daday. Neapel. 550 : 1.

Fig. 6. *Codonella orthoceras* Haeckel, am Wohnfach kleine *Diatomeen* (*Navicula* sp.). Neapel. 550 : 1.

Fig. 7. *Tintinnopsis ventricosa* Clap. et Lachm. mit geschlossenem Schließapparat. Neapel. 550 : 1.

Fig. 8. *Tintinnopsis campanula* (?) Ehrbg. mit einer inneren und äußeren Mündung. Neapel. 550 : 1.

Fig. 9. *Tintinnopsis Bütschlii* Daday. Neapel. 550 : 1.

Fig. 10. *Tintinnopsis ventricosa* Clap. et Lachm. mit ausgebreitetem, offenem Schließapparat. Neapel. 550 : 1.

Fig. 11. u. 12. *Tintinnopsis beroidea* Stein. Neapel. 550 : 1.

Fig. 13. *Codonella orthoceras* Haeckel (ohne Dorn, der *Cod. brevicaudata* Brandt ähnlich). Neapel. 550 : 1.

Fig. 14. *Codonella cistellula* (Fol). Von der Mündung aus betrachtet, mit geschlossenem Schließapparat. Neapel. 500:1.

Fig. 15. *Codonella orthoceras* Haeckel (der *Cod. ecaudata* Brandt ähnliche Form). Neapel. 550:1.

Fig. 16. *Codonella orthoceras* Haeckel, an der Mündung mit ungemein starkem Detritus-Ring. Neapel. 550:1.

Tafel IX.

Fig. 1. *Codonella amphorella* Biedermann. Neapel. 550:1.

Fig. 2. *Tintinnopsis Lobiancoi* Daday. Neapel. 550:1.

Fig. 3. *Cyttarocylis* (*Xystonella*) *Trefortii* Daday, Tier mit geschlossenem Peristom, zwei Macro-, ein Micronucleus (?). Neapel. 550:1.

Fig. 4. *Tintinnus minimus* n. sp. Neapel. 550:1.

Fig. 5. *Undella marsupialis* Brandt. Neapel. 550:1.

Fig. 6 u. 7. *Tintinnopsis Bornandi* (?) Daday. Neapel. 550:1.

Fig. 8. *Codonella galea* Haeckel. Das Wohnfach retikuliert. Neapel. 550:1.

Fig. 9 u. 10. *Dictyocysta mitra* Haeckel. Neapel. 700:1.

Fig. 11. *Codonella galea* Haeckel, am unteren Teil des Wohnfaches sind kleine Scheibchen (Coccolithen?) angeheftet. Neapel. 550:1.

Fig. 12. *Tintinnopsis Lobiancoi* Daday. Neapel. 550:1.

Fig. 13. *Dictyocysta elegans* Ehrenberg. Neapel. 550:1.

Fig. 14. *Dictyocysta templum* Haeckel. Neapel. 550:1.

Fig. 15. *Ptychocylis* (*Rhabdonella*) *Amor* Cleve. Neapel. 550:1.

Fig. 16. *Dictyocysta elegens* Ehrbg. Neapel. 550:1.

Fig. 17. *Codonella galea* Haeckel, mit Schließmembran und Fremdkörperchen. Neapel. 550:1.

Fig. 18. *Codonella galea* Haeckel, mit Fremdkörperchen. Neapel. 550:1.

Fig. 19. *Tintinnopsis ventricosa* Clap. et Lachm. Neapel. 550:1.

Tafel X.

Fig. 1. *Cyttarocylis* (*Coxliella*) *annulata* Daday (= *C. ampla* ? Jörg). Neapel. 550:1.

Fig. 2. *Tintinnopsis beroidea* Stein, konserviertes Exemplar mit offenen Peristompectinellen. Neapel. 1000:1.

Fig. 3. *Cyttarocylis* (*Coxliella*) *helix* (Clap. et Lachm.). Neapel. 550:1.

Fig. 4. *Cyttarocylis arcuata* (?) Brandt oder *Cyttarocylis serrata* var. *edentata* Brandt, am unteren Teil des Gehäuses sind an einer Seite Ringe sichtbar. Neapel. 550:1.

Fig. 5. *Cyttarocylis annulata* Daday, das Ende ist offen, im optischen Schnitt sind Ringe sichtbar. Neapel. 550:1.

Fig. 6. *Cyttarocylis Ehrenbergii* (Clap. et Lachm.), das untere Ende geringelt, an der Stelle des Dornes ist ein aus Ringteilen bestehender Anhang. Neapel. 550:1.

Fig. 7. *Cyttarocylis Ehrenbergii* (Clap. et Lachm.) kurzes, kesselförmiges Exemplar mit einem Ring. Neapel. 550:1.

Fig. 8 u. 9. *Cyttarocylis Ehrenbergii* var. *adriatica* (= *Undella azorica* (?) Cleve). Quarnero. 550:1.

Fig. 10. *Cyttarocylis serrata* Möbius, kurzes, kesselförmiges Exemplar. Neapel. 550:1.



Tafel XI.

Fig. 1 u. 3. *Petalotricha ampulla* (Fol). Quarnero. 550 : 1.

Fig. 2. *Petalotricha ampulla* (Fol). Habitusbild des lebenden Tieres mit offenem Peristomapparat. Neapel. Ca. 800 : 1.

Fig. 4. *Dictiocysta templum* Haeckel. Habitusbild nach dem Leben mit offenem Peristomapparat. Neapel. Ca. 550 : 1.

Fig. 5. *Ptychocylis orthoceras* n. sp. Neapel. 550 : 1.

Fig. 6. *Cyttarocylis* (*Coxliella*) *helix* (?) (Clap. et Lachm.). Quarnero. 550 : 1.

Fig. 7 u. 8. *Cyttarocylis* (*Coxliella*) *helix* (Clap. et Lachm.) an der Oberfläche mit Skeletteilchen von *Coccolithophoriden*. Quarnero. 550 : 1.

Tafel XII.

Fig. 1. *Cyttarocylis* (*Xystonella*) *paradoxa* Cleve. Das Tier war mit dem Stiel am Ende und an der Seite des Gehäuses befestigt, hatte sich aber bei dem Konservieren losgelöst. Neapel. 500 : 1.

Fig. 2. *Rhabdonella Amor* (Cleve), optischer Schnitt des Gehäuses. Konserviertes Exemplar. An der Oberfläche sind Falten sichtbar. Pectinellen. Kragen, präorale Höhle gut sichtbar, zwei Macro-, ein Micronucleus. Neapel. 550 : 1.

Fig. 3. *Tintinnus acuminatus* Clap. et Lachm. Mündungsende des Gehäuses mit Schließmembran. Neapel. 800 : 1.

Fig. 4. *Tintinnopsis Lobiancoi* (?) Daday (= *beroidea* Stein?). Habitusbild nach dem Leben. Am Gehäuse wenige Fremdkörperchen. Geschlossenes Peristom, eine Vacuole, langer Stiel, Cilien an der Körperfläche. Neapel. 800 : 1.

Fig. 5. *Cyttarocylis Ehrenbergii* (Clap. et Lachm.). Habitusbild nach dem Leben. Peristom zeltförmig geschlossen, das Geflecht der adoralen und mesoralen Pectinellen sichtbar. Neben den Pectinellen Deckplättchen mit gekörntem Plasma Die Pectinellenreihen sind in die präorale Höhle bis zu dem Munde verfolgbar, wo der gebogene Schlund beginnt. An der Körperfläche Cilien und links 4—5 Falten (?); im langen Stiel sog. Myophanfibrillen; eine contractile Vacuole. Gehäuse mit Dorn. Neapel. Ca. 400 : 1.

Fig. 6. *Cyttaroeylis cassis* (Haeckel). Gehäuse. Neapel. 500 : 1.

Fig. 7. *Tintinnopsis cincta* (Clap. et Lachm.) (= *Tintinnopsis campanula* forma *cincta* Ehrbg.). Habitusbild nach dem Leben. Im hohlen Fortsatz des Gehäuses sitzt das Tier mit langem Stiel befestigt. Peristom zeltartig geschlossen, das Geflecht der Pectinellen sichtbar. Neben den Pectinellen Deckplättchen, welche als Begleitkämme neben den in die präorale Höhle bis zu dem Mund sich fortziehenden Pectinellen sichtbar sind, hinter dem Mund gebogener Schlund. An der Körperoberfläche Cilien, im Plasma am Ursprung des Stieles eine contractile Vacuole. Neapel. Cn. 800 : 1.

Fig. 8. *Cyttarocylis plagiostoma* Daday. Gehäuse. Neapel. 500 : 1.

Fig. 9. *Dictyocysta mitra* Haeckel. Im Gehäuse ist die daran befestigte Schließmembran, an dessen unterem Teil die feinere, aber übertrieben stark gezeichnete Struktur sichtbar. Neapel. 550 : 1.

Fig. 10 u. 11. *Cyttarocylis* (*Coxliella*) *helix* (Clap. et Lachm.). Gehäuse. Quarnero. 550 : 1.

Fig. 12. *Dictyocysta mitra* Haeckel. Optischer Längsschnitt, mit geschlossenen Pectinellen, deren „Verflechtung“ sichtbar ist, sowie die in die präorale Höhle eindringenden Pectinellen. In Plasma 6 Macronuclei. Totopräparat. Hämalaun-Färbung. Neapel. 550 : 1.

Tafel XIII.

Fig. 1. *Undella Claparèdei* (Entz sen.). Neapel. 550 : 1.

Fig. 2. *Codonella cistellula* (Fol). An der Mündung 3 Ringe. Neapel. 550 : 1.

Fig. 3. *Codonella cistellula* (Fol). An der Mündung keine Ringe. Quarnero. 550 : 1.

Fig. 4. *Tintinnopsis nucula* Fol. Neapel. 550 : 1.

Fig. 5. *Cyttarocylis Ehrenbergii* (Clap. et Lachm.). Zwei Individuen im Beginn des Conjugationsspieles. Neapel. Ca. 250 : 1.

Fig. 6. *Cyttarocylis Ehrenbergii* (Clap. et Lachm.). Conjugationsspiel, die Stempel beider Individuen hängen mit einem dünnen Plasmafortsatz zusammen. Neapel. Ca. 250 : 1.

Fig. 7. *Undella heros* Cleve. In dem Gehäuse ist das Tier, welches sich von der Wandung desselben losgelöst hat. Die Pectinellen sind „verflochten", Kragen gekörnt, präorale Höhle mit eindringenden Pectinellen. Konserviert mit Eisenchlorid nach Fol. Neapel. 550 : 1.

Fig. 8. *Tintinnus emarginatus* Brandt. Leeres Gehäuse. Neapel. 550 : 1.

Fig. 9. *Tintinnopsis nucula* (?) Fol. Habitusbild des lebenden Tieres, Pectinellen offen, verflochten. Am Rande sind die Zahnlamellchen sichtbar. Die drei Systeme der Pectinellen sind verflochten und lassen sich in die präorale Höhle verfolgen. Neben den Pectinellen Deckplättchen mit granuliertem Plasma. Neapel. Ca. 700 : 1.

Fig. 10. *Tintinnus bulbosus* Brandt. Das Tier ist mit langem Stiel an dem Fortsatz des Gehäuses befestigt. Pectinellen zeltförmig geschlossen. Präorale Höhle mit hinein verfolgbaren Pectinellenkragen (Deckplättchen) mit körnigem Plasma. Konserviert mit Fol's Eisenchlorid. Neapel. 550 : 1.

Fig. 11. *Tintinnus inquilinus* (O. F. Müller). Habitusbild nach dem Leben. Am kurzen Stiel sitzt das Tier am Rande des auch hinten offenen Gehäuses. Pectinellen zeltartig verflochten. Neapel. 550 : 1.

Fig. 12. *Cyttarocylis Ehrenbergii* (Clap. et Lachm.). Conjugiertes Paar. Die Conjuganten sind aus dem Gehäuse herausgestreckt und durch eine breite Plasmabrücke verbunden. Nach dem Leben. Neapel. Ca. 250 : 1.

Tafel XIV.

Fig. 1—46. *Cyttarocylis Ehrenbergii* (Clap. et Lachm.). Serie der sagittalen Längsschnitte eines Exemplars. Neapel. Ca. 400 : 1.

Fig. 1. Von den Reihen der Basalkörperchen sind vier sichtbar.

Fig. 2—5. An diesen Schnitten ist das sich entwickelnde Peristom sichtbar, welches fast senkrecht auf der Reihe der Basalkörperreihen steht, und dessen Ende (Fig. 5) neben dem Macronucleus zu bemerken ist.

Fig. 6—10. 5 Schnitte des einen, 10—30 Schnitte des anderen Macronucleus. In den Kragen dringen bis zur Spiralfurche Fibrillen (Fig. 10—12, 14—38). Von der Oberfläche des Kragens ziehen sich Punktreihen zu dem Macronucleus (Fig. 11—13); von den Basalkörperchen der Körperoberfläche sind sechs Reihen sichtbar (Fig. 41).

Tafel XV.

Fig. 1. *Cyttarocylis Ehrenbergii* (Clap. et Lachm.). Querschnitt der Pectinellen. p = Pectinellen, b = Bacterioidkörperchen der Deckplättchen. 1300 : 1. Heidenhain'sches Eisenhämatoxylin. Neapel. 2 μ.



Fig. 2. *Cyttacrocylis Ehrenbergii* (Clap. et Lachm.). Ein etwas tieferer Schnitt des ersten Exemplars. In der Mitte ist der Stempel (*d*) umgeben von der Spiralfurche und dem Kragen (*g*). Von der Oberfläche des Kragens erheben sich die Deckplättchen (*k*), in welchen Bacterioidkörperchen zu sehen sind; neben jedem Deckplättchen eine Pectinelle (*p*), im Bacterioidkörperchen. 1300 : 1. Eisenhämatoxylin. Neapel. 2 μ.

Fig. 3. *Tintinnopsis campanula* (Ehrbg.). Querschnitt durch die Pectinellen (*p*), den Kragen, den Stempel (*d*) und durch die kolbenförmigen Deckplättchen. 1300 : 1. Eisenhämatoxylin. Neapel. 2 μ.

Fig. 4. *Tintinnopsis campanula* (Ehrbg.). Ein tieferer Schnitt desselben Exemplars wie Fig. 3. In der Mitte ist der Stempel (*d*) mit der paroralen Höhle (*pi*) begrenzt durch den Kragen (*g*). In die präorale Höhle führen die Pectinellen (*p*) bedeckt von den verdickten Begleitkämmen (*k*). 1300 : 1. Neapel. 2 μ.

Fig. 5. *Cyttarocylis Ehrenbergii* (Clap. et Lachm.). Querschnitt durch das Gehäuse (*h*) Plasma, einen Macronucleus (*m*) und präorale Höhle (*pi*), in welcher fünf Pectinellen zu sehen sind. Unter der Pellicula sind in vier Gruppen Basalkörperchen (*a*) zu bemerken mit aus ihnen entspringenden Cilien. 1300 : 1. Eisenhämatoxylin. Neapel. 2 μ.

Fig. 6. *Tintinnopsis campanula* (Ehrbg.). Schematisches Bild zur Demonstration des Verhältnisses von Stempel (*d*), Spiralfurche (*gy*), Kragen (*g*), präoraler Höhle (*pi*), Pectinellen (*p*) und Begleitkämmen.

Fig. 7. *Cittarocylis Ehrenbergii* (Clap. et Lachm.). Fast vollständig entwickeltes Peristom, welches noch von einer Plasmahülle (*e*) halb bedeckt wird. In der Mitte ist der Stempel (*d*), exzentrisch die präorale Höhle umgeben vom Kragen, an welchem die Pectinellen (*p*) zu bemerken sind. Skizze eines nach der Plattenmethode verfertigten Modells.

Tafel XVI.

Fig. 1. *Tintinnopsis campanula* (Ehrbg.). Nach Schnitten gezeichneter, schematischer, sagittaler Längsschnitt. In der Mitte des Peristomfeldes erhebt sich der Stempel (*d*), neben ihm ist die präorale Höhle sichtbar (*pi*) mit den sich hinziehenden Pectinellen (*p*) und Begleitkämmen (*k*); auch der Kragen (*g*) ist gut sichtbar. Im Plasma sind die zwei Macronuclei (*m*) sichtbar mit je einem Micronucleus (*n*), unter der Pellicula stehen Basalkörperchen, von welchen sich lange Cilien erheben.

Fig. 2. *Cittaroclyis Ehrenbergii* (Clap. et Lachm.). Aus mehreren Schnitten kombinierter, sagittaler Längsschnitt durch das Tier und Gehäuse. Das Tier haftet mit dem Stiel (*ko*) an jenem Teil des Gehäuses (*h*), wo der Dorn (*tö*) entspringt. Am glockenförmigen Körper läßt sich vorn an beiden Seiten der durch seine granulierte Beschaffenheit ausgezeichnete Kragen (*g*) unterscheiden, an welchem die adoralen (*pa*), paroralen (*pp*) und mesoralen (*pm*) Pectinellen, mit je einem Deckplättchen (*k*) bedeckt, aus je zwei Basalkörperchen entspringen. Die Pectinellen samt Begleitkämmen setzen sich in der präoralen Höhle (*pi*) bis zum Mund fort, welcher in den Schlund (*ga*) führt. In der Mitte erhebt sich der Stempel (*d*). Im Plasma ist ein Macronucleus (*m*) zu bemerken, außerdem im Stempel, sowie im Kragen chromidiale Schollen (*c*) und verschlungene Nahrung (*t*). Rechts ist das Proctodeum (*al*) und unten die contractile Vacuole (*v*) sichtbar. Am Kragen und von der Körperwand erheben sich kurze Cilien aus je einem Basalkörperchen.

Fig. 3. *Tintinnus Franknóii* Daday. Sagittaler Längsschnitt mit zeltförmig geschlossenen, geflochtenen Pectinellen (*p*), welche am Kragen (*g*) unter Deckplättchen (*k*) entspringen. Im Plasma sind vier Macronuclei (*m*), zwei mit zugespitztem Ende, und ein Micronucleus (*n*), im Stiel (*ko*) Fibrillen (*fb*) zu bemerken. NB. Der Schnitt ist ein seitlicher, weshalb weder der Stempel, noch die präorale Höhle zu sehen ist, diese waren in den folgenden Schnitten. 1300:1. Eisenhämatoxylin. Neapel. 5 μ.

Fig. 4. *Tintinnus lusus undae* Entz sen. Ende des Körpers, wo es in den Stiel übergeht. Das Plasma hat sich aus dem Stiel zurückgezogen und nur die Fibrillen (*mi*) heften sich an das Gehäuse. Präparat in toto. Eisenchlorid. Fixierung nach Fol. Neapel. 1300 : 1.

Fig. 5. *Codonella perforata* Entz sen. An dem Gehäuse sieht man die umhüllende Membran und den Schließapparat; aus dem Gehäuse ragen lange Fäden unbestimmten Ursprungs hervor. Toto Präparat. Neapel. 550 : 1.

Fig. 6. *Tintinnus lusus undae* Entz sen. Das Peristom in Entwicklung; die Pectinellen bilden einen Bogen. Totopräparat von der Oberfläche gesehen. Neapel. Ca. 1000:1.

Fig. 7. *Tintinnus lusus undae* Entz sen. Das Peristom in Entwicklung, von der Oberfläche betrachtet. Neapel. Ca. 1000: 1.

Fig. 8. *Tintinnopsis campanula* (Ehrbg.). Querschnitt. Erster Anfang der Peristomentwicklung, die Macronuclei vermehren sich. Zwischen den zwei Macronuclei, von denen sich das Plasma zurückgezogen hat und dadurch eine perinucleare Höhle entstand, ist eine Reihe (10) und ein separater Micronucleus zu bemerken. Eisenhämatoxylin. Neapel. 3 μ. 1300 : 1.

Fig. 9. *Tintinnopsis campanula* (Ehrbg.). Querschnitt. Entwicklungsstadium des Peristoms. Neben dem Macronucleus sind in einer Höhlung Zahnlamellchen (Pectinellen I. Ordnung) zu bemerken. Eisenhämatoxylin. Neapel. 3 μ. 1300:1.

Fig. 10. *Tintinnopsis campanula* (Ehrbg.). Querschnitt. Sich entwickelndes Peristom. Zwischen zwei Macronuclei sind zwei größere und einige kleine Micronuclei (?) zu bemerken. An der Oberfläche sprossen Pectinellen von ihren Basalkörperchen. Eisenhämatoxylin. Neapel. 3 μ. 1300 : 1.

Fig. 11. *Tintinnopsis campanula* (Ehrbg.). Querschnitt. Das Peristom in Entwicklung, neben dem Macronucleus ein Micronucleus. An der Oberfläche ist zu bemerken, wie die Pectinellen aus der Reihe der Basalkörperchen entsprossen. Eisenhämatoxylin. Neapel. 3 μ. 1300:1.

Fig. 12. *Tintinnopsis campanula* (Ehrbg.). Querschnitt. Oberhalb des mit einem Perinuclearraum umgebenen Macronuleus ist eine Schicht im Plasma zu bemerken, aus welcher Cilien zu entsprossen scheinen. Eisenhämatoxylin. Neapel. 3 μ. 1300:1.

Tafel XVII.

Fig. 1. *Tintinnus subulatus* (Ehrbg.). Sagittaler Längsschnitt durch die präorale Höhle und den eindringenden Pectinellen. Ein Macronucleus (*m*) und Micronucleus (*n*) sowie die contractile Vacuole (*v*) sind sichtbar. Eisenhämatoxylin. Neapel. 3 μ. 1300 : 1.

Fig. 2. Idealer sagittaler Längsschnitt durch eine Tintinnide mit Gehäuse (*h*). Der Pectinellenkranz (*p*) erhebt sich am Kragen (*g*), von Deckplättchen (*k*) bedeckt, welche, indem sie in die präorale Höhle (*pi*) dringen, die Begleitkämme bilden. Im Plasma ein Macronucleus (*m*) und daneben ein Micronucleus, sowie die contractile



Vacuole (*v*), das Proctodeum (*al*), ferner die Basalkörperchen am Kragen und der Körperoberfläche, sowie die aus ihnen entspringenden Cilien sind auch angegeben.

Fig. 3. *Codonella galea* Haeckel. Sagittaler Längsschnitt durch die präorale Höhle mit den eindringenden Pectinellen. Im Plasma die Höhle eines Nahrungsballens. NB. Das distale Ende der Pectinellen ist abgeschnitten. Eisenhämatoxylin. Neapel. 3 μ. 1300 : 1.

Fig. 4 u. 5. *Cyttarocylis Ehrenbergii* (Clap. u. Lachm.). Sagittaler Längsschnitt durch den Kragen (dasselbe Exemplar wie Taf. XV). Das Plasma ist aus Kügelchen zusammengesetzt (Fig. 5), welche durch Plasmafäden verbunden sind, die Pectinellen (fünf an Fig. 4, vier an Fig. 5) entspringen aus je zwei Basalkörperchen, von welchen Fibrillen in das Plasma eindringen. Neben den Pectinellen Deckplättchen mit Bacterioidkörperchen; an Fig. 4 sind auch vier Basalkörperchen und die kurzen Cilien sichtbar. Eisenhämatoxylin. Neapel. 2 μ. 1300 : 1.

Fig. 6. *Cyttarocylis Ehrenbergii* (Clap. et Lachm.). Transversaler Längsschnitt der präoralen Höhle. Rechts ein Teil des Kragens mit Pectinellen (die Basalkörperchen sind so eng nebeneinander, daß sie sich im Tangentialschnitt als zwei parallele Linien zeigen); in der Mitte sieht man die einzelnen Zahnlamellchen der Pectinellen, ganz unten den Mund. Eisenhämatoxylin. Neapel. 2 μ. 1300 : 1.

Fig. 7. *Tintinnus Fraknóii* Daday. Oberflächlicher Tangentialschnitt mit acht Basalkörperchenreihen, zwei Pectinellen und Deckplättchen mit eingelagerten Körnchen. Eisenhämatoxylin. Neapel. 5 μ. 1300 : 1.

Fig. 8. *Dictyocysta templum* Haeckel. Optischer Längsschnitt durch das Tier und Gehäuse; im Plasma vier große und drei kleinere Macronuclei. Das Tier hängt mit dem Gehäuse mittelst einer Membran zusammen, welche an mehreren Punkten an das Gehäuse befestigt ist. Hämatoxylinfärbung. Neapel. Ca. 1000 : 1.

Fig. 9. *Cyttarocylis Ehrenbergii* (Clap. et Lachm.). Tangentialer Längsschnitt durch den Kragen mit fünf Pectinellen, an deren Basis die Basalkörperchen als eine schwarze Linie zu sehen sind, ferner hyaline Deckplättchen. Eisenhämatoxylin. Neapel. 3 μ. 1000 : 1.

Fig. 10. *Codonella cistelulla* (Fol). Optischer Längsschnitt durch das Tier und Gehäuse. Die Mündung des Gehäuses ist mit Schließmembran verschlossen, das Tier ist im Wohnfach zurückgezogen, die Pectinellen sind seitwärts eingebogen. Am Kragen erheben sich Cilien. Die Pectinellen lassen sich tief in die präorale Höhle verfolgen. Im Plasma vier Macronuclei. An der Körperoberfläche Cilienreihen und Falten, an der rechten Seite Cilien, an der linken Pectinellchen. Hämalaun. Neapel. Ca. 800 : 1.

Fig. 11. Schema zur Demonstration des Verhältnisses von Kragen, Stempel (*d*), Pectinellen (*p*), Deckplättchen (*k*) mit Bacterioidalkörperchen, Spiralfurche (*gy*) und präorale Höhle (*pt*). NB. Die Pectinellen sind an ihrer Basis abgeschnitten gedacht und nur ihr Querschnitt ist in der Skizze angegeben.

Fig. 12. *Codonellla nationalis* Brandt. Optischer Längsschnitt durch das Tier und Gehäuse. Am Gehäuse an der Grenze des Wohnfaches und Aufsatzes ist ein stark gefärbter Ring zu bemerken, ferner die Anhaftstelle der (nicht gezeichneten) Hüllmembran. Der Körper nur angedeutet. Von der Oberfläche des Kragens erheben sich lange Cilien. Neapel. Ca. 800 : 1.

Fig. 13. *Cyttarocylis Ehrenbergii* (Clap. et Lachm.). Tangentialer Oberflächenschnitt mit acht Reihen Basalkörperchen. Eisenhämatoxylin. Neapel. 3 μ. 1300 : 1.

Fig. 14. *Tintinnopsis campanula* (Ehrbg.). Tangentialer Oberflächenschnitt mit 11 Reihen von Basalkörperchen, Falten und Cilien. Eisenhämatoxylin. Neapel 3 μ. 1300 : 1.

Fig. 15. *Codonella galea* Haeckel. Längsschnitt durch das Gehäuse mit Schließmembran und Tier mit einigen Pectinellen und zwei Macronuclei. Eisenhämatoxylin. Neapel. 5 μ. 550 : 1.

Tafel XVIII.

Fig. 1. *Cyttarocylis Ehrenbergii* (Cap. et Lachm.). Ein Teil eines Querschnittes. Der grob granulierte Macronucleus hängt mit feinen Fäden mit den Basalkörperchen der Pectinillen des sich entwickelnden und vom Plasma ganz umschlossenen Peristoms zusammen. Eisenhämatoxylin. Neapel. 3 μ. 1300 : 1.

Fig. 2. *Cyttarocylis Ehrenbergii* (Clap. et Lachm.). Querschnitt des Muttertieres, sagittaler Längsschnitt des fast vollständig entwickelten neuen Peristoms. Im grobnetzartigen Plasma sind dunkelgefärbte chromidiale Schollen (*c*); rechts ist die präorale Höhle (*x*) mit den sich in dieselbe fortsetzenden Pectinellen (*p*), in der Mitte erhebt sich der Stempel (*d*). Eisenhämatoxylin. Neapel. 2 μ. 1300 : 1.

Fig. 3. *Cyttarocylis Ehrenbergii* (Clap. et Lachm.). Ein Teil des Querschnittes. Zwischen den zwei grobgranulierten Macronuclei zeigten sich die Pectinellen, welche von Plasma umschlossen von je zwei Basalkörperchen entspringen; die Anlage des neuen Peristoms. Eisenhämatoxylin. Neapel. 2 μ. 1300 : 1.

Fig. 6. *Cyttarocylis Ehrenbergii* (Clap. et Lachm.). Querschnitt des Muttertieres, sagittaler Längsschnitt des sich entwickelnden Peristoms. Der Stempel ist als breites Feld zu bemerken, an welchem sich keine Zahnlamellchen entwickeln; rechts die präorale Höhle, links der Kragen mit Zahnlamellchen; rechts ist auch der zukünftige Mund zu sehen. Eisenhämatoxylin. Neapel. 2 μ. 1300 : 1.

Fig. 7. *Cyttarocylis Ehrenbergii* (Clap. et Lachm.). Querschnitt des Muttertieres, sagittaler Längsschnitt des sich entwickelnden Peristoms. Der Stempel erscheint als breites Feld ohne Zahnlamellchen; rechts führen die Zahnlamellchen in die präorale Höhle zum Mund, links sitzen sie am Kragen. Eisenhämatoxylin. Neapel. 2 μ. 1300 : 1.

Fig. 8 u. 9. *Cyttarocylis Ehrenbergii* (Clap. et Lachm.) von zwei aufeinanderfolgenden tangentialen Längsschnitten; transversale Längsschnitte des sich entwickelnden Peristoms. Rechts vom grobgranulierten Macronucleus stehen bogenförmig geordnet die Reihen der Zahnlamellchen (Fig. 9). Eisenhämatoxylin. Neapel. 3 μ. 1300 : 1.

Fig. 10. *Cyttarocylis Ehrenbergii* (Clap. et Lahm.). Teil eines Längsschnittes. Neben dem gespalteten Macronucleus (*m*) zeigt sich der Anfang des neuen Peristoms (*f*). Eisenhämatoxylin. Neapel. 3 μ. 1300 : 1.

Fig. 11. *Petalotricha ampulla* (Fol). Oberflächlicher (tangentialer) Schnitt des Gehäuses, mit zwei größeren und drei kleineren Öffnungen zwischen den polygonalen Feldchen. Eisenhämatoxylin. Neapel. 3 μ. 1301 : 1.

Fig. 12. *Petalotricha ampulla* (Fol). Transversaler Längsschnitt des Tieres und Gehäuses. Das Messer hat die präorale Höhle so getroffen, daß auch die hineindringenden Pectinellen (*p*) geschnitten wurden. An den Pectinellen sind die sie zusammensetzenden Zahnlamellchen als Längsstreifen (*fl*), weiter unten aber deren Spitzen als Zähnchen zu sehen, welche also Querschnitte der Pectinellen sind. Ein Längsschnitt derselben ist mit *p* bezeichnet und zeigt die zwei Cilien, von welchen die Pectinelle zusammengesetzt ist. Im Plasma lassen sich vier Macro-



nuclei (*m*) erkennen, neben den Pectinellen aber an zwei Stellen Deckplättchen (*k*). Am Gehäuse (*h*) ist der „wabige Bau“ gut zu sehen, sowie auch einige Durchbrechungen derselben (y). Eisenhämatoxylin. Neapel. 3 μ. 1300 : 1.

Fig. 13—16. *Petalotricha ampulla* (Fol). Querschnitte der Pectinellen, welche die Zusammensetzung der Pectinellen aus Zahnlamellchen zeigen. Eisenhämatoxylin. Neapel. 3 μ. 100—1300 : 1.

Fig. 17. *Petalotricha ampulla* (Fol). Teil eines Längsschnittes mit Pellicula, darunter Basalkörperchen und vier Macronuclei (im ganzen Tier gegen 50), neben welchen an zweien 1—2 Micronucleus (?) zu bemerken ist. Eisenhämatoxylin. Neapel. 3 μ. 1300 : 1.

Fig. 18. *Petalotricha ampulla* (Fol). Querschnitt durch den unteren Teil der präoralen Höhle mit fünf aus je zwei Cilien zusammengesetzten Pectinellen, daneben zwei hyaline Begleitkämme. An der Oberfläche acht Basalkörperchen und Cilien. Eisenhämatoxylin. Neapel. 3 μ. 1300 : 1.

Fig. 19. *Petalotricha ampulla* (Fol). Teil eines Längsschnittes des Kragens mit granuliertem Plasma, vier Pectinellen (die je aus zwei Basalkörperchen und zwei Cilien bestehen) und hyalinen Deckplättchen. Eisenhämatoxylin. Neapel. 3 μ. 1300 : 1.

Tafel XIX.

Fig. 1—9. *Cyttarocylis Ehrenbergii* (Clap. et Lachm.). Eisenhämatoxylin. Neapel. 3 μ. 1300 : 1.

Fig. 1. Teil eines Längsschnittes. Oben ist der Kragen (*g*) mit aus Kügelchen zusammengesetztem Plasma, drei Pectinellen (*p*), neben zweien derselben die Basis der Deckplättchen; links die trichterförmige Vertiefung (*f*) und das sich entwickelnde Peristom. Im Plasma Nahrungspartikel (*t*), darunter auch eine Diatomee.

Fig. 2. Querschnitt. Zwischen den grobgekörnten Macronuclei (*m*) das sich entwickelnde Peristom von einer Plasmaschicht (*e*) bedeckt. g = Kragen, p = Pectinelllen, d = Stempel. Im Plasma chromidiale Schollen (*c*) und Nahrungsvacuole (*t*) respektive Nahrung.

Fig. 3. Sagittaler Längsschnitt durch das sich entwickelnde Peristom. Im Plasma chromidiale Schollen (*c*).

Fig. 4. Längsschnitt. An der Seite (oben in der Figur) beginnt der Kragen sich hervorzuwölben, im Plasma chromidiale Schollen.

Fig. 5. Querschnitt. Neben dem einzigen Macronucleus (*m*) ist eine halbmondförmige Ansammlung von chromatischen Schollen (*c*), im Plasma Schnitte des sich entwickelnden Peristoms (*p*) und verschlungene Nahrungspartikel (*t*).

Fig. 6. Längsschnitt auch des sich entwickelnden Peristoms. Der Stempel (*d*) beginnt sich zu entfalten, an dessen oberer Seite ist der Kragen (*g*), unten aber die präorale Höhle.

Fig. 7. Längsschnitt des sich entwickelnden Peristoms. In der Mitte ist der Stempel (*d*) zu bemerken, oben der Kragen (*g*) und unten die präorale Höhle (*g*), beide mit Pectinellen (*p*); die Stelle des zukünftigen Mundes ist mit *s* bezeichnet.

Fig. 8. Querschnitt. Der einzige Macronucleus (*m*) scheint sich in chromidiale Schollen aufzulösen (*c*); *pi* = der untere (tiefe) Teil der Spiralfurche, respektive präoralen Höhle, mit Pectinellen (*p*).

Fig. 9. Querschnitt. Der einzige Macronucleus (*m*) ist in der Mitte mit einem Querspalt und von seiner Oberfläche scheinen sich durch eine Art Häutung chromatische Schollen (*c*) abzusondern. p = Pectinellen.

Tafel XX.

Fig. 1—4. *Cyttarocylis Ehrenbergii* (CLAP. et LACHM.). Conjugation der Macronuclei. Präparat in toto Hämalaunfärbung. Neapel. 800:1.

Fig. 1. Die zwei Macronuclei mit großen Vacuolen und in Zipfel ausgezogen nähern sich.

Fig. 2. Die granulierten Macronuclei (der eine mit einem Spalt) nähern sich mit spitzem Ende, sie umschließen ein Feld, wo sich das neue Peristom anlegt, neben beiden Macronuclei chromatische Schollen.

Fig. 3. Die zwei Macronuclei mit großen Vacuolen schmiegen sich aneinander. Das Plasma enthält chromatische Schollen.

Fig. 4. Die beiden Macronuclei verschmelzen. Im Plasma ist ein sich entwickelndes Peristom.

Fig. 5—11. *Cyttarocylis Ehrenbergii* (CLAP. et LACHM.). Eisenhämatoxylin. Neapel. 3 μ. 1300:1.

Fig. 5. Schnitt des Macronucleus mit kleineren und größeren Kügelchen.

Fig. 6. Schnitt des Macronucleus mit Vacuolen.

Fig. 7. Schnitt durch ein Kernkörperchen mit Vacuolen.

Fig. 8. Schnitt durch zwei Macronuclei mit Vacuolen.

Fig. 9. Schnitt durch einen Macrouucleus mit in Streifen angeordnetem Chromatin.

Fig. 10. Zwei conjugierende oder sich teilende Macronuclei mit fadenförmig angeordnetem Chromatin, von chromatischen Schollen umgeben. Schnitt.

Fig. 11. Kleiner Macronucleus mit Körnchenstruktur. Schnitt.

Fig. 12. *Rhabdonella spiralis* (FOL). Ein Teil des Gehäuses. Zwei Streifen mit je zwei Durchbrechungen, zwischen ihnen polygonale Felder (prismatische Elemente). Eisenhämatoxylin. Neapel. 1300:1.

Fig. 13 u. 14. *Undella* (*Xystonella*) *heros* (CLEVE). Fig. 13 das hintere Ende. Fig. 14 die Gehäusemündung. Zwischen zwei Grenzlamellen kleine Kügelchen (= Waben nach BRANDT). Neapel. 1000:1.

Fig. 15—17. *Cyttarocylis* (*Xystonella*) *paradoxa* CLEVE. Optische Schnitte Fig. 15 u. 17 Mündung. Fig. 16 Ende des Gehäuses. Zwischen zwei Grenzlamellen mehrere Schichten von Kügelchen (= primitive Waben nach BRANDT). Präparat in toto, ungefärbt. Neapel. 1000:1.

Fig. 18—22. *Codonella orthoceras* HAECKEL. Eisenhämatoxylin. Neapel. 1000:1.

Fig. 18. Schnitt von zwei Aufsatzringen mit prismatischen Elementen.

Fig. 19. Ein Ring des Aufsatzes von der Oberfläche betrachtet mit polygonalen Feldchen.

Fig. 20—21. Struktur des Wohnfaches schwächer (20, 800:1) und (21) stärker (1300:1) vergrößert.

Fig. 22. Schnitt durch den Dorn des Gehäuseendes. Das Wohnfach ist mit einer sich intensiv färbenden Membran vom Dorn getrennt. In der Wandung des Dornes sind unregelmäßige Aushöhlungen.

Fig. 23. *Cyttarocylis cassis* (HAECKEL). Ein Teil der Gehäuseoberfläche mit primären und sekundären Waben. Neapel. 1000:1.

Fig. 24. *Tintinnus emarginatus* BRANDT. Teil der Gehäuseoberfläche. Zwischen Längsstreifen sind Kügelchen (primäre Waben) zu bemerken. Neapel. 1000:1.

Fig. 25 u. 26. *Dictyocysta templum* HAECKEL.

Fig. 25. Oberflächenschnitt der Kammer mit Fenstern. Eisenhämatoxylin. Neapel. 1000:1.



Fig. 26. Querschnitte der Kammer, zwischen starken Säulchen sind hyaline Stellen der Membran (die Fenster) wahrzunehmen. Eisenhämatoxylin. Neapel. 1000 : 1.

Fig. 27. Detail der an Tafel X Fig. 2 abgebildeten *Tintinnopsis beroidea* (Stein). Skizze zur Veranschaulichung des Verhältnisses zwischen dem Stempel und den Pectinellen, die kurzen paroralen, äußerlich die langen adoralen und zwischen beiden die mesoralen Pectinellen.

Fig. 28. *Cyttarocylis Ehrenbergii* (Clap. et Lachm.). Schnitt durch das Mündungsende des Gehäuses. Zwischen zwei Grenzlamellen transversale Lamellchen (= prismatische Elemente). Eisenhämatoxylin. Neapel. 3 μ. 1300 : 1.

Fig. 29. *Cyttarocylis* (*Coxliella*) *ampla* (?) Jörgensen. Schnitt durch einen Ring des Gehäuses mit zwei Grenzlamellen und prismatischen Elementen. Eisenhämatoxylin. Neapel. 1300 : 1.

Fig. 30. *Cyttarocylis Ehrenbergii* (Clap. et Lachm.). Längsschnitt durch den Dorn mit Grenzlamelle und prismatischen Elementen. Eisenhämatoxylin. Neapel. 1300 : 1.

Fig. 31. *Cyttarocylis Ehrenbergii* (Clap. et Lachm.). Längsschnitt durch den Dorn mit zwei Grenzlamellen und feiner Punktierung (primitive Waben?) Brandt. Neapel. 1300 : 1.

Fig. 32. *Cyttarocylis Ehrenbergii* (Clap. et Lachm.). Längsschnitt des Dorns mit großen Vacuolen, dazwischen mit punktierter Substanz (primitive Waben (?) Brandt). Neapel. 1300 : 1.

Fig. 33. *Cyttarocylis Ehrenbergii* (Clap. et Lachm.). Gehäusewandung von der Oberfläche mit polygonalen Feldchen. Neapel. 1300 : 1.

Fig. 34. *Cyttarocylis Ehrenbergii* (Clap. et Lachm.). Längsschnitt des Dorns mit gleichgroßen Vacuolen. Neapel. 1300 : 1.

Fig. 35. *Cyttarocylis Ehrenbergii* (Coxliella ampla (?) Jörgensen). Ein Stück jenes, das Gehäuse aufbauenden Bandes von der Oberfläche mit polygonalen Feldchen. Neapel. 1300 : 1.

Fig. 36. *Rhabdonella spiralis* (Fol). Zwei ineinander gestoßene (?) Gehäuse. Neapel. 550 : 1.

Fig. 37 u. 38. *Codonella cistellula* (Fol). Gehäusestruktur von der Oberfläche mit größeren und kleineren polygonalen Feldchen. Oberflächenschnitt. Neapel. 1300 : 1.

Fig. 39. *Codonella nationalis* Brandt. Gehäusestruktur von der Mündung, zwei Systeme der Waben Brandt's. Neapel. 1300 : 1.

Fig. 40. *Codonella cistellula* (Fol). Gehäusestruktur: zwei Systeme der Waben Brandt's. Neapel. 1300 : 1.

Fig. 41. *Codonella cistellula* (Fol). Längsschnitt des Gehäuses zwischen zwei Grenzlamellen zwei übereinanderliegende polygonale Räume. Neapel. 1300 : 1.

Fig. 42. *Codonella cistellula* (Fol). Längsschnitt des Gehäuses, zwei Grenzlamellen und eine Reihe polygonaler Räume, die eine Seite der Lamelle ist dicker als die andere. Neapel. 1300 : 1.

Fig. 43. *Codonella cistellula* (Fol). Längsschnitt durch das Gehäuse. Eine Grenzlamelle und stachelförmige Gebilde daran, die letzten Reste der ehemaligen prismatischen Elemente (= polygonale Räume). Neapel. 1300 : 1.

Fig. 44. *Codonella galea* Haeckel. Gehäusestruktur, die hellen Stellen bezeichnen abgefallene Fremdkörperchen (?). Schnitt. Eisenhämatoxylin. Neapel. 1300 : 1.

Fig. 45. *Tintinnopsis beroidea* Stein. Gehäusestruktur. Neapel. 1500 : 1.

Fig. 46. *Tintinnopsis campanula* (Ehrbg.). Längsschnitt durch den kragenförmig ausgebreiteten Teil des Gehäuses mit unregelmäßigen Aushöhlungen. Eisenhämatoxylin. Neapel. 1200 : 1.

Fig. 47. *Tintinnopsis campanula* (Ehrbg.). Drei Ringe des Gehäuses.

Fig. 48. *Tintinnopsis ventricosa* (Clap. et Lachm.). Struktur des Gehäuses an der Grenze des Wohnfaches und Aufsatzes mit lichten Stellen (abgefallene Fremdkörperchen?). Eisenhämatoxylin. Neapel. 1300 : 1.

Fig. 49. *Tintinnopsis campanula* (Ehrbg.). Struktur des Gehäuses von der Oberfläche betrachtet. Eisenhämatoxylin. Neapel. 1300 : 1.

Tafel XXI.

Fig. 1. *Cyttarocylis Ehrenbergii* (Clap. et Lachm.). Sagittaler Längsschnitt durch den Kragen, Stempel, präorale Höhle, Pectinellen und Deckplättchen. Rechts ist an der Seite auch das Proctodeum sichtbar. Im grobwabigen Plasma ist eine verschlungene *Gonyaulax spinifera* mit chromatinstäbigem Kern sichtbar. Eisenhämatoxylin. 1300 : 1.

Fig. 2. *Tintinnopsis campanula* (Ehrbg.). Tangentialer Längsschnitt durch die Pectinellen, an deren Basis die Deckplättchen zu bemerken sind. An der Körperoberfläche 13 Pelliculafalten. Eisenhämatoxylin. 1300 : 1.

Fig. 3. *Cyttarocylis Ehrenbergii* (Clap. et Lachm.). Transversaler Längsschnitt durch den Kragen mit Pectinellen und hyalinen Deckplättchen, Stempel und Körperplasma, in welchem zerstreut chromatische Schollen zu bemerken sind. Links ein sich entwickelndes Peristom. Im Plasma Nahrungsvacuolen und verschlungene Nahrungspartikel (*Diatomeen*-Teile). Eisenhämatoxylin. 1300 : 1.

Fig. 4. *Tintinnopsis campanula* (Ehrbg.). Längsschnitt durch die Pectinellen und keulenförmigen Deckplättchen. Im Plasma Nahrungspartikel, auf der linken Seite 3 Basalkörperreihen, rechts Fibrillen (?). Links ein sich entwickelndes Peristom mit Basalkörperchen und Pectinellen. Eisenhämatoxylin. 1000 : 1.

Fig. 5. *Cyttarocylis Ehrenbergii* (Clap. et Lachm.). Tangentialer Längsschnitt durch das Tier mit Gehäuse. Im Peristom wurden die Pectinellen und Begleitkämme (letztere durch ihr gekörntes Plasma erkennbar) der Länge nach geschnitten und lassen sich bis zu dem Munde verfolgen. Im Plasma ein verschlungenes *Peridinium Michaëlis* sowie andere Nahrungskörper und runde, gruppenweise verteilte chromatische Schollen. Rechts ein sich entwickelndes Peristom. Eisenhämatoxylin. 1300 : 1.

Fig. 6. *Tintinnopsis Lobiancoi* Daday. Längsschnitt durch das Gehäuse, Pectinellen und Körperplasma mit zwei Kernen und (Nahrungs-?)Vacuolen. An der Körperoberfläche Pectinellenreihen, links um das Plasma schief verlaufende Fibrillen (?). Eisenhämatoxylin. 1000 : 1.

Fig. 7. *Tintinnus lusus undea* (Entz sen.). Tangentialer Längsschnitt durch das Tier mit Gehäuse. Die Pectinellen sind zeltartig geschlossen und erheben sich am Kragen zwischen Deckplättchen. Im Plasma ein Schnitt durch den einen Kern. Eisenhämatoxylin. 1300 : 1.

Fig. 8. *Tintinnopsis berioidea* Stein. Schiefer Längsschnitt durch die zeltartig geschlossenen Pectinellen und Plasmaleib. Eisenhämatoxylin. 1000 : 1

Fig. 9. *Tintinnopsis beroidea* Stein. Schiefer Längsschnitt durch die Pectinellen, präorale Höhle und Plasmaleib. Eisenhämatoxylin. 1000 : 1.

Fig. 10. *Cyttarocylis Ehrenbergii* (CLAP. et LACHM.). Tangentialer Längsschnitt durch den Stempel und Kragen mit Pectinellen und Deckplättchen. Das Plasma des Kragens gekörnt, im Körperplasma Nahrungspartikel, unten ein Kern, chromatische Schollen, rechts ein sich entwickelndes Peristom. Eisenhämatoxylin. 1000 : 1.

Fig. 11. *Cyttarocylis Ehrenbergii* (CLAP. et LACHM.). Sagittaler Längsschnitt durch den Kragen mit Pectinellen und hyalinen Deckplättchen, den Stempel, präorale Höhle mit Pectinellen und Begleitkamm (dunkel), auf der linken Seite ganz unten ist die „Lippe“ zu bemerken. Auf der Körperoberfläche Basalkörperchen, von welchen die kurzen Cilien entspringen. Im Plasma ein Kern mit peripher angeordneten Vacuolen. Auf der rechten Seite Proctodeum mit kurzem Kanal, welches in eine Aushöhlung führt. Im Plasma Nahrungspartikel (*Diatomeen*, *Chaetoceras*). Eisenhämatoxylin. 800 : 1.

Fig. 12. *Cyttarocylis Ehrenbergii* (CLAP. et LACHM.). Tangentialer, peripherer Oberflächenschnitt durch den Kragen, von dessen Oberfläche sich die Pectinellen erheben und von hyalinen Deckplättchen bedeckt sind. Von der Basis der Pectinellen ziehen sich schief verlaufende Fibrillen. Im Rumpfplasma der spongiöse Kern und chromatische Schollen. Im Kragenplasma „Kügelchenstruktur“. Auf der Körperoberfläche einige Basalkörperchen- und Cilienreihen. Eisenhämatoxylin. 1300 : 1.

Fig. 13. *Tintinnopsis campanula* (EHBRG.) Längsschnitt durch das Tier mit Gehäuse. Auf der Körperoberfläche Basalkörperchen und ziemlich lange Cilien. Eisenhämatoxylin. 1300 : 1.

Fig. 14. *Tintinnopsis campanula* (EHRBG.). Tangentialer Oberflächenschnitt mit Basalkörperchen, Cilien und sich entwickelndem Peristom. Eisenhämatoxylin. 1300 : 1.

Fig. 15. *Tintinnus lusus undae* (ENTZ sen.). Sagittaler Längsschnitt durch das Tier mit Gehäuse. Vom Kragen erheben sich die Pectinellen. Im wabigvacuoligem Plasma ist oben ein intensiv gefärbtes lamellöses Gebilde unbekannter Natur. Eisenhämatoxylin. 1300 : 1.

Fig. 16. *Tintinnus lusus undae* (ENTZ sen.). Querschnitt durch Pectinellen, Deckplättchen und einen Teil des Kragens, sowie Gehäuse. Eisenhämatoxylin. 1300 : 1.

Fig. 17. *Cyttarocylis Ehrenbergii* (CLAP. et LACHM). Transversaler Längsschnitt durch den Kragen mit gekörntem Plasma, von dessen Oberfläche sich von hyalinen Deckplättchen geschützt die Pectinellen erheben. Die Pectinellen ließen sich in die präorale Höhle verfolgen, wo an ihrer Basis links Fibrillen laufen. Eisenhämatoxylin. 1300 : 1.

Merogregarina amaroucii nov. gen. nov. sp., a Sporozoön from the Digestive Tract of the Ascidian, *Amaroucium* sp.

By

Annie Porter, B. Sc. Lond.,

Zoological Research Laboratory, University College, London.

(With Plate XXII.)

Table of Contents.

I. Introduction.

The subject of this memoir belongs to a very interesting but not very well known group of Sporozoa, the Schizogregarines. These are a suborder of Gregarines to which little attention has been paid in England, nearly all the recent work on the group having been done by Léger (7, 8, 9)[1]) in France. The Gregarines themselves, although among the earliest Sporozoa to be studied, are not investigated so much nowadays as some of the other groups, for they are neither pathogenic nor lethal. The Gregarines, however, show the greatest morphological differentiation of the individual among the Sporozoa, and are probably very old parasites, now causing but little inconvenience to the animals which harbour them, on account of the adaptation of the parasites to their hosts, and the tolerance of the latter towards their intruders.

The Schizogregarines were formerly designated *Amoebosporidia*, as species of the genus *Ophryocystis* (Aimé Schneider, 1884) were first described as amoeboid, possessing so-called pseudopodia (13, 14). Léger (7), however, in 1900, showed that the apparent pseudopodia were really fixed, being merely processes of a definitely orientated body, and that these organisms were Gregarines in which the peculiarity was not so much the contour of the individual trophozoites, but that an asexual method of reproduction by schizogony took place in their life-history. Indeed, the shape of the trophozoite of these organisms is now known not to be of fundamental systematic importance, for Brasil (1) and Brasil and Fantham (2) have recently described schizogony in various species of *Selenidium*: true, the schizogony begins when the parasite is intracellular, while that of *Ophryocystis* is extra-cellular — but *Selenidium* is now included among the Schizogregarines (Brasil (1)).

For the material on which the observations described in this memoir are based, I am indebted to Professor J. P. Hill, who, having sectionised some of an Ascidian, obtained at Port Jackson, Australia, long ago, noticed the presence of free Gregarine trophozoites in the gut. Professor Hill very kindly lent me his preparations and gave me some of his material from which I have made other preparations. I must also express my thanks to Professor

[1]) The numbers in brackets refer to the papers cited in the references to Literature at the end of this Memoir.



Herdman who kindly identified the Ascidian (*Amaroucium* sp.) for Professor Hill, stating that it was "clearly a Polyclinid and almost certainly a species of the genus *Amaroucium*". Lastly, I wish to express my deep appreciation of the kindness of Dr. H. B. Fantham, whose wide knowledge both of technics and literature has always been freely placed at my disposal, and who is, at present, the only English worker who has published on the *Schizogregarinae.*

In 1873 the late Prof. Giard described a Gregarine, *Lankesteria amaroecii,* from the gut of *Amaroecium punctum.* Giard's parasite, however, was different in shape from the organism which forms the subject of this memoir. *L. amaroecii* had no myonemes, an epimerite was not present and the occurrence of schizogony was not mentioned. The host is also different. It clearly follows from these considerations that the parasite with which I am dealing, is not the same as that described by Giard.

In the sequel, it will be shown that the Gregarine herein described possesses several quite new features, as well as a schizogonic phase in which merozoites are produced, in its life history. On this account, I propose to create for it a new genus, by name *Merogregarina.* Since it occurs in a species of *Amaroucium,* I propose for it the specific name *amaroucii.* The full name of the parasite is, then, *Merogregarina amaroucii.* The large numbers of merozoites produced during its life cycle lead to heavy infection of the gut of its host.

II. Material and Methods.

The colonial Ascidian forms short, club-shaped masses invested by a common test. Portions of such groups, fixed with Flemming's solution, were embedded in paraffin and then sectionised. These sections were cleared, stained and mounted in the usual manner.

The chief stains employed were iron-haematoxylin, Delafield's haematoxylin, either alone or else followed by eosin or orange G or safranin; and safranin followed by lichtgrün. Some of the older preparations had been stained with Kleinenberg's haematoxylin. The best results were obtained with iron-haematoxylin and Delafield's haematoxylin. The slides were examined under an oil immersion lens, using the best possible conditions of illumination. Un-

fortunately, the research was limited to the examination of preserved and fixed material, for fresh material was unavailable, so that no description of the movements of the parasite can be given.

III. Occurrence of the Parasite.

The mature trophozoites live free in the lumen of the gut of the host (Pl. XXII Fig. 1). Young members of the Ascidian colony rarely contain an abundance of parasites but large numbers occur in medium sized specimens. Sometimes the lumen of the gut is almost blocked by the masses of trophozoites (Pl. XXII Fig. 1). Some parasites seem free floating, but many occur in bays in the gut (Pl. XXII Figs. 1, 8, 11, 12). A few, usually small, forms are occasionally seen attached to debris in the lumen of the gut of the Ascidian. Often some of the members of a colony are not infected.

The intracellular phase of the life-history occurs within the gut epithelium. Small merozoite forms can be found within the gut cells of young colonies of *Amaroucium* which contain none, or but very few, of the free trophozoites, as well as in highly parasitised older Ascidians. The intracellular forms of the parasite are sometimes very deep-seated (Pl. XXII Figs. 1, 15, 16).

IV. General Description.

The free gut parasites are from 23 μ to 31 μ long, and from 11 μ to 15 μ broad. In shape they are roughly oval at first, but become somewhat vermiform at a later stage. The anterior end (except for the epimerite) is somewhat more blunt than the posterior. There is no distinct differentiation into protomerite and deutomerite, so that the parasites are monocystid and non-septate, but the anterior end is prolonged into a distinct epimerite (Pl. XXII, Figs. 3, 4, 5). The general protoplasm is richly granular. The nucleus lies nearer the anterior end. It is large and possesses a well marked nuclear membrane and a distinct karyosome (Pl. XXII Figs. 3, 5, 6, 10, 11).

The intracellular forms are smaller, from 10 μ to 17 μ long and from 4 μ to 8 μ broad (Pl. XXII Figs. 2, 15, 16). They are more oval than the free forms and are less granular. The nucleus appears more compact than that of the extracellular form and its nuclear membrane is well differentiated.

V. Detailed Morphology.

A. Extra-cellular Trophozoite.

With regard to the structure of the general protoplasm, slight differentiation into ectoplasm and endoplasm can be seen. Undoubtedly such differentiation exists, for sections of the parasites show a narrow, outer, clearer portion containing very few granules, while the remainder is richly granular (Pl. XXII Fig. 12). Cuticle and myonemes also serve to differentiate the ectoplasm from the endoplasm. The general size of the trophozoite has already been mentioned, but the epimerite alone is from 4 μ to 6 μ long, so that trophozoites with an epimerite are some 27 μ to 31 μ long, while those in which the epimerite is already shed are from 23 μ to 28 μ long.

Ectoplasm.

As before mentioned, there is a definite cuticle present which gives a sharp contour to the body. So far, staining has not revealed the presence of any definite structure to the ectoplasm except in the region of the epimerite. The epimerite is a clear, hyaline, very transparent, somewhat elongate structure, shaped like the head of a lance, forming an effective means of attachment during such time as the trophozoite is feeding (Pl. XXII Figs. 3, 4). It would seem to be shed when this period is past. Myoneme fibrillae occur in the neighbourhood of the epimerite. These contractile elements may be present throughout the length of the body as in the *Selenidiidae*, but they are not rendered visible by the stains employed, nor is the surface at the posterior end irregular in any way owing to furrows. The myonemes commence at the pointed end and form a series of lines radiating outwards in a fan-like fashion (Pl. XXII Figs. 3, 5, 6, 7, 11), and are finally lost to view in the neighbourhood of the nuclear membrane. The restriction of the myonemes to the

anterior region is a feature which is seen also in a *Selenidium* from *Scolelepis (Spio) fuliginosa* described by Caullery and Mesnil (5) in 1901. These myonemes probably serve as the mechanism of motion in the same manner as those of other Gregarines, Trypanosomes and Spirochaetes. In this connection, it is well to note that coelomic parasites are frequently non-motile, while gut parasites manifest much activity, and are often provided with special mechanisms for bringing about movement. The form described in this memoir is essentially a gut parasite.

Endoplasm.

Numerous granules, probably of the nature of reserve food materials, are distributed throughout the endoplasm, and concentrations of them in fairly definite areas give the parasite a somewhat mottled appearance, and suggest that the protoplasm is alveolar in structure (Pl. XXII Figs. 8, 12). The granules stain deeply. They seem relatively more abundant in the larger forms than in the smaller ones.

Nuclear Membrane.

The nuclear membrane is extremely well marked and very definite in its character. It seems to have much chromatin in its composition, judging from its behaviour towards stains. For example, iron haematoxylin colours in an intense black and Delafield's haematoxylin gives purple as for chromatin. Just internal to the nuclear membrane is a thin but slightly more irregular layer of chromatin on which dots may occur at intervals (Pl. XXII, Figs. 3, 12).

Nucleus.

The nucleus occupies a relatively clear, round space in the endoplasm some 5 μ to 8 μ in diameter, and is marked off from it by the definite, deeply staining, nuclear membrane. The nucleus is vesicular and relatively poor in chromatin. The nuclear membrane and its internal layer of chromatin have already been mentioned, and in Protozoa, poorness of chromatin in the nucleus is often compensated for by abundance of chromatin in the nuclear membrane. The vesicle is filled with nuclear sap containing a somewhat coarse reticulum and a marked karyosome. The reticulum consists of strands of achromatic substance with diffuse granules of chromatin forming an irregular network (Pl. XXII Figs. 3, 9, 10, 11, 12), in which, at some of the nodes, occur more deeply staining aggregations. These,

although staining with haematoxylin, do not give a sharp staining reaction, and so would appear to be more of the nature of true nucleoli or plasmosomes (Pl. XXII Figs. 5, 6, 10). The well marked karyosome which may be spherical (Pl. XXII Figs. 9, 11, 12) or sometimes somewhat constricted and so dumb-bell shaped (Pl. XXII Figs. 2, 4, 26, 27) usually lies to one side of the nucleus, attached by the achromatic reticulum to the periphery of the nuclear vesicle. It undoubtedly contains chromatin, and this sometimes tends to be aggregated rather to one end, giving a crescentic dark area (Pl. XXII Figs. 11, 28) similar to that figured by Dogiel (6) in *Schizocystis sipunculi.*[1]) In some full grown trophozoites the karyosome appears to begin to break up, as in some large trophozoites or potential gametocytes, it takes on a paler and vesicular appearance, especially at one side, becoming more like the plasmosomes. Probably minute granules of chromatin, or chromidia, pass out from the karyosome into the reticulum, the whole process being suggestive of maturation of gametes prior to conjugation; or, following Moroff (11), may rather signify metabolic processes occurring within the parasite.

B. Intra-cellular Trophozoite.

Examination of sections of the Ascidian gut shows the usual arrangement of columnar epithelial cells, each with a large nucleus and abundant protoplasm. Certain gut cells in an infected specimen are much hypertrophied and altered in appearance and also in their reactions to stains.

The nucleus of such altered cells is much displaced and also is reduced in size (Pl. XXII Fig. 15). It stains much more faintly than does the nucleus of the normal cell. The cell protoplasm is also less granular. Within the cell is a large space. This varies in size but is roughly oval in shape. Within the space lies a parasite which is a young schizont (Pl. XXII Figs. 15, 16). In general structure it is the same as the extracellular form, but its endoplasm is far less granular. Dogiel (6) has already remarked on the dwindling of the reserve food granules in the growing schizont of the parasite described by him from *Sipunculus*, and the same is noticeable in these of *Merogregarina.* The schizonts vary from 10 μ to 17 μ long and from 4 μ to 8 μ broad while they are uninucleate, whereas the multinucleate schizont is about 17 μ by 10·5 μ.

[1]) Dogiel's parasite is almost certainly a *Selenidium*, cf. (2).



When a merozoite penetrates the gut wall (Pl. XXII Fig. 13), it may do so either between adjacent cells or may actually enter one particular cell (Pl. XXII Fig. 14) and then affect neighbouring cells. It grows rapidly, rounds itself off, and soon comes to lie in a clear space (Pl. XXII Figs. 1, 2, 15, 16). Until its growth is completed, it would seem to feed passively on the fluids of the host cells. During this phase, the parasite is oval in outline. Its protoplasm shows little or no differentiation (Pl. XXII Fig. 15). The single nucleus is very well marked and seems to extend across almost the entire width of the body, being perhaps somewhat larger than in the free trophozoites. The nucleus again is vesicular with a very well marked nuclear membrane, but its chromatin is concentrated into a karyosome which is very chromatic and compact, lying to one side of the nucleus in the vesicle of nuclear sap (Pl. XXII Fig. 15). The reticulum of chromatin is usually poor in these growing schizonts. Plasmosomes are rarely seen, but as these possibly may be of the nature of reserve food material, it may be expected that they would disappear. MOROFF (11) too, has recently stated that at the reproductive phase of the life of an organism, nuclear material may pass out into the cytoplasm.

Among the numerous growing schizonts present in the gut epithelium of the *Amaroucium*, a few were obviously multinucleate (Pl. XXII Fig. 17), but the number of multinucleate schizonts and also of the groups of merozoites were very few indeed compared with the large number of young intracellular schizonts. However, schizogony will be considered in detail in a subsequent section of the memoir.

VI. Action of the Parasite on the Host.

Both in the intracellular and free stages of existence, the parasite has a marked, though apparently not lethal, effect on its host.

The size of the trophozoites, together with the presence of a pointed epimerite, renders them capable of inflicting serious damage on the delicate epithelium of the gut. Free forms seem to obtain their nutriment from the cells of the host, for observation of many sections of intestine show that many parasites occur in bays in the gut (Pl. XXII Figs. 8, 11, 12). Uninfected guts do not show bays.

When the parasite is small, the gut cells appear normal, but with increase of size the Gregarine demands more food, and this is withdrawn from the neighbouring cells of the host. The result of this continuous removal of nutriment from them is that their own growth is stopped or retarded, especially peripherally, and as the unaffected cells in the neighbourhood continue to grow, the parasites appear to be partially enclosed in bays (Pl. XXII Figs. 11, 12). The epimerite of the parasite is shown in direct contact with the gut wall in Pl. XXII Figs. 2, 16, and penetrating the cell in Pl. XXII Figs. 3, 4.

Again, the region of the epimerite is where the myonemes are most evident. These contractile elements may be brought into play in feeding, and, by their contraction, flatten the surface of the parasite nearer the epithelium, so causing outward passage of food by slight suction. Some epimerites of other Gregarines are undoubtedly morphologically adapted for the exercise of suction.

In the intracellular phase, the effect on the host is, naturally, more noticeable. Great hypertrophy of the cells harbouring parasites occurs. The protoplasm of the host cell becomes more and more attenuate as growth of the parasite proceeds, and finally the latter comes to lie in a clear space (Pl. XXII Figs. 15, 16). The remaining protoplasm of the host cell exists as a thin film at the periphery, except at the distal end of the cell where it is rather more abundant and surrounds the remains of the now atrophied nucleus (Pl. XXII Fig. 15). When the merozoites leave the space formed among the cells, the edges of the latter may fall together again, or, occasionally, the aperture may remain gaping widely, but in the latter case, they differ greatly in appearance from the goblet cells common in gut epithelium.

The chemical constitution of the contents of the host cells seems much altered by the action of the parasite, for their reactions to stains are far less vigorous than those of uninfected cells.

VII. Reproduction.

A. Schizogony.

Schizogony is intracellular, agreeing in that respect with what has been observed in the *Selenidiidae* (1, 2, 5). The schizont enlarges very much, and more than one cell of the host may be affected and

displaced thereby. When the growth of the schizont is completed, nuclear changes occur. The nuclear membrane becomes thin in places, breaks down and disappears, and the nucleus proceeds to fragment into smaller chromatic masses distributed fairly evenly through the protoplasm. The latter segregates round each daughter nucleus, separating off into distinct, light areas, and the result is the production of a multinucleate schizont (Pl. XXII Fig. 17). Further differentiation occurs, and a varying number of small, sickle-shaped merozoites, each about 5 μ to 6 μ long and 1 μ broad, is formed. Each of these is uninucleate and possesses a distinct nuclear membrane and a karyosome (Pl. XXII Fig. 20). In cross section these merozoites appear as small, rounded, uninucleate masses with a definite, contour (Pl. XXII Fig. 19). The number of merozoites varies, being as few as eight (Pl. XXII Fig. 18), while sometimes a comparatively large number occurs (Pl. XXII Fig. 20), though the number is never so great as in the organisms described by Léger (7, 8) and Brasil (1) where some 60 to 80 occurred. Brasil also states that the production of relatively few merozoites is indicated by the absence of lesions of the epithelium of the alimentary tract. Marked lesions were never seen in any section I examined. Inasmuch as there are many intracellular forms — young schizonts — in a single piece of gut, and these give rise to several merozoites each, crowded infections occur (Pl. XXII Fig. 1) when the merozoites burst through into the gut (Pl. XXII Figs. 1, 20) and become the trophozoites of the second generation. The merozoites appear to issue successively into the gut and not simultaneously as mentioned for the parasites described by Brasil (1). Groups of merozoites were far less frequent in the preparations than uninucleate, intracellular schizonts.

The merozoites undoubtedly serve for auto-infection, but they do not seem capable of movement over large areas, for a section of an Ascidian gut made at a certain level, may swarm with young trophozoites, while a section but little further on in the series shows few or no parasites.

It may be of interest to note that occasionally the channel by which a merozoite entered an epithelial cell remains open (Pl. XXII Fig. 16), and this same channel may serve for the escape of the daughter merozoites later on.

B. Sporogony.

Stages of sporogony are not at all abundant in Schizogregarines except at certain seasons, but after careful search of all the *Ama-*

roucium material available, a few stages in sporogony were found in a small portion only of the said material.

Within the lumen of the gut, two parasites in contact with one another are sometimes seen (Pl. XXII Fig. 21). This is very suggestive of association. Such couples, which are enclosed in a common cyst (Pl. XXII Fig. 22), are not numerous, a feature shared with most of the Schizogregarines previously described. Of each pair, one member may appear somewhat smaller than the other, but this appearance is probably not significant of sexual differentiation, but is due to slight differences in the plane of section of the individuals (Pl. XXII Fig. 21).

The associated individuals fuse and produce a refractile cyst which is oval in outline (Pl. XXII Figs. 24, 25). Each cyst gives rise to eight, vermiform sporozoites arranged “en barillet”, and so is octozoic (Pl. XXII Fig. 23), not tetrazoic as in *Selenidiidae.* Each sporozoite has a definite nucleus, but its nuclear membrane, as is to be expected, is not so obviously chromatic as in the mature forms. The cysts occur in the end part of the gut, mingled with much faecal matter from which they must be carefully distinguished. Unfortunately, the stages between association of the gametocytes and the formation of sporozoites in the spores, in spite of much searching, were not found in the material available. It might be added that the material on which this research was based, was not collected at that period of the year which recent work has shown to be the most favourable to the sporogony of such parasites; but the importance of this relation was not understood at that time.

VIII. Life History.

The life history of this organism is comparatively simple. Merozoites or sporozoites penetrate the epithelium of the gut either of the host in which they were formed or of another host. Intracellular life is then entered upon, and each parasite becomes a young schizont. When the intracellular, trophic phase of their life is complete, the schizonts break up by multiple fission into a varying number of merozoites, which escape singly into the lumen of the gut, producing a large crop of trophozoites of the second generation, which, naturally, serve the purpose of auto-infection.

Some of the trophozoites so produced associate in pairs in the lumen of the gut, and the zygote thus produced gives rise to octozoic spores of the usual type. The sporozoites serve the purpose of cross-infection by the "casual" method.

An interesting feature might be mentioned here. Examination of certain trophozoites shows that they themselves are parasitised. The presence of parasites in Gregarines has already been reported by AIMÉ SCHNEIDER in *Stylorhynchus*, by CAULLERY and MESNIL in certain Gregarines of Annelids, and by BRASIL and FANTHAM in the *Selenidiidae*, so that it is not exactly surprising to find that a parasite is present in this new Schizogregarine. In 1884, AIMÉ SCHNEIDER described a parasite occurring in the Gregarine *Stylorhynchus*, to which he gave the name *Chytridiopsis socius*. The parasite consisted of a number of small, rounded, enucleate (?) bodies, lying beneath the ectoplasm near the nucleus and surrounded by a clear space suggestive of a cyst. The parasite of *Merogregarina* resembles this to some extent. It occurs in small patches in the endoplasm in the neighbourhood of the nucleus, these areas being of fairly definite round or pear-shaped contour in the young forms and showing a number of small nuclei in a mass of protoplasm (Pl. XXII Figs. 26, 27). Older stages show distinct, rounded corpuscles, each with a definite nucleus, but more scattered in arrangement (Pl. XXII Fig. 28). These have probably differentiated by condensations in the granular mass shown in the younger stages. There is no marked appearance of a cyst round the mass of corpuscles. This minute parasite probably has affinities with the *Haplosporidia*. The organism seems very similar to that recorded in the *Selenidiidae* by BRASIL and FANTHAM (2), while there are certain resemblances between it and *Chytridiopsis*. The parasite is certainly more like *Chytridiopsis* than *Metchnikovella* recorded by CAULLERY and MESNIL in 1897, where tube-like growths occur.

The intracellular parasite of *Merogregarina* here mentioned occurs in the free trophozoites in the lumen of the gut of the Ascidian host. Unlike SCHNEIDER, I have never seen the parasite in any epithelial cells of the gut of the Ascidian, nor have I detected them in any intracellular form (schizont) of the Schizogregarine.

IX. Systematic Position and Affinities.

The diagnostic characters of the genus *Merogregarina* are as follows:

The non-septal trophozoite is somewhat ovoid, possessing a small, clear, distinct epimerite shaped like the head of a lance. Myonemes are present, extending from the epimerite to the region of the nucleus but not beyond. Schizogony is intracellular, one schizont producing relatively few merozoites. Sporogony occurs in the lumen of the gut. The spores are oval and octozoic.

One species at present is known, *M. amaroucii*, with the characters of the genus.

Habitat: Alimentary tract of the composite Ascidian *Amaroucium* sp., from Port Jackson, New South Wales.

The foregoing are the distinctive features of this new genus, and it will now be well to enumerate the remaining genera occurring in the Schizogregarines. These are *Ophryocystis*, *Schizocystis*, *Selenidium* and *Aggregata*. The first two of these possess extracellular schizogony; in *Selenidium*, the schizogony is intracellular, while in *Aggregata*, schizogony occurs in one host (crab), while sporogony occurs in a different one (Cephalopod mollusc) — in the words of Léger and Duboscq, the *Aggregatidae* are not only "digenetic" but also "heteroic". The new genus *Merogregarina* is, on the whole, nearest the *Selenidiidae*, considering the presence of myonemes in the anterior region of the body and the occurrence of intracellular schizogony, i. e. within the epithelial cells of the gut of the host.

To establish further the position of *Merogregarina* within the group *Schizogregarinae* it will be well to give a brief, historical résumé of the group. The term *Amoebosporidia*, first used by Schneider (13) in 1883, applied to the only known genus at the time, *Ophryocystis*. With the discovery in 1900 of *Schizocystis*, Léger (7) showed the connection of *Ophryocystis* and *Schizocystis* with the Gregarines, and first used the term *Schizogregarinae* for these Gregarines with an asexual multiplication stage in their life cycle, as opposed to the *Eugregarinae* which were devoid of such schizogony. Léger suggested the inclusion of *Gonospora longissima* (Caullery and Mesnil [3]) from the Polychaete *Dodecaceria* within the group *Schizogregarinae*, though Minchin (10) in 1903, who otherwise followed Léger's classification, retained *Gonospora* within the *Eugregarinae*. The question

of *Gonospora* is somewhat controversial, as BRASIL (1), in 1907, pointed out that the merozoites found in the gut wall of *Dodecaceria* might equally well belong to the life cycle of *Selenidium echinatum*, which occurs parasitic in the lumen of the gut of the same Annelid. [1])

BRASIL (1) put forward a classification of the Schizogregarines into three families, as follows:

1) *Amoebosporidiidae*, for *Ophryocystis* and *Schizocystis*.
2) *Selenidiidae*, from Annelids.
3) *Aggregatidae*, with schizogony in crabs and sporogony in Cephalopod molluscs.

Quite recently (July 1908) LÉGER and DUBOSCQ (9) in a paper on the schizogony of *Aggregata*, following on a long memoir by MOROFF (9), set forth a newer classification, in which special stress is laid on the fact that in *Ophryocystis* only one sporocyst is formed after the conjugation of two gametocytes, while in *Schizocystis* and the other Schizogregarines, more than one sporocyst is formed. As regards *Merogregarina*, the actual number of sporocysts resulting from the association, conjugation and encystment of two gametocytes is not known. Unfortunately, I have been unable to follow all the details of sporogony, which renders it difficult to assign *Merogregarina* a definite position in either the *Monospora* or *Polyspora* of LÉGER and DUBOSCQ.

Considering the various phases of the life history which are known, I believe that *Merogregarina* is nearest in its affinities with *Selenidium*, with which it agrees in possessing myonemes and also in having intracellular schizogony. It is likely that its sporogony would be on the same plan as *Selenidium*, and hence, following the classification of LÉGER and DUBOSCQ, it would be placed in the *Polyspora*, with affinities with *Selenidium*, though the spores of the latter are tetrazoic. From another point of view, that of the size of the spores, may I put forward the suggestion that *Merogregarina* is, perhaps, a linking form between the Monosporous *Ophryocystis* on the one hand and the Polysporous *Selenidiidae* on the other. The large size of its spores might be considered to suggest that two gametes produce but one sporocyst, as in *Ophryocystis*, while its intracellular schizogony and definite, locomotor myonemes, as already

---

[1]) MESNIL (Bull. Inst. Pasteur, V. p. 300, footnote 1) states that he considers BRASIL's view to be hardly tenable, for "les Annélides parasitées par le *Selenidium* 'étaient des formes jeunes d'une vingtaine de setigères', or les stades schizogoniques se montrent chez des formes plus âgées (toutefois avant toute modification epitheliale de l'intestin)".



stated, recall *Selenidium*. At the moment I consider that the latter characteristics outweigh the former.

Provisionally therefore, I would place *Merogregarina*[1]) as a new genus in the *Polyspora* (LÉGER and DUBOSCQ) with near affinities to the *Selenidiidae*. It is also the type of a new family, the *Merogregarinidae*. To summarise, it seems to me that the Schizogregarines, so far as known, may be thus set forth:

Schizogregarinae	Monospora . .	Ophryocystidae . . .	*Ophryocystis.*
	Polyspora . .	Schizocystidae . . .	*Schizocystis.*
		Merogregarinidae .	*Merogregarina.*
		Selenidiidae	*Selenidium.*
		Aggregatidae	*Aggregata.*

The forms *Eleutheroschizon* and *Siedleckia* listed by LÉGER and DUBOSCQ are, as yet, very imperfectly known. The very interesting organism, *Schaudinnella*, described by NUSBAUM (12) is possibly allied to the Schizogregarines, and, inasmuch as it possesses sexually differentiated gametes between which fertilisation occurs, as in the *Coccidia*, it serves to link together the two great groups, the *Coccidia* and the *Schizogregarinae*.

X. Summary and Conclusions.

1. The parasite occurs either within epithelial cells of the alimentary tract or free in the lumen of the gut of a species of the Composite Ascidian *Amaroucium*, from the coast of New South Wales (Pl. XXII Fig. 1).

2. A distinct cuticle is present, giving a definite body outline to the parasite.

3. The free trophozoites of *Merogregarina* are roughly ovoid in shape. Their size varies from 23 μ to 31 μ in length, and from 11 μ to 15 μ in breadth.

4. The ectoplasm is clear and is prolonged to form a definite epimerite. Myonemes are present in the region of the epimerite. The endoplasm is richly granular (Pl. XXII Figs. 3, 5, 6).

[1]) The systematic position of *Merogregarina* is further considered in the Addendum.

5. The nucleus has a well marked nuclear membrane with an internal layer of chromatin. The nucleus is vesicular, consisting of a chromatin reticulum with a distinct karyosome and one or more plasmosomes (Pl. XXII Figs. 3, 5, 6, 11).

6. Intracellular trophozoites average 14 μ long and 6 μ broad. Their nuclear chromatin is more compact than in the free forms, and their protoplasm is less granular. These intracellular trophozoites become multinucleate schizonts (Pl. XXII Figs. 15, 16, 17).

7. Schizogony is intracellular, and an indefinite but relatively small number of merozoites, each about 5 μ long and 1 μ broad, is produced (Pl. XXII Fig. 20).

8. Association of free trophozoites results in sporogony, and within a sporocyst, about 14 μ long and 11 μ broad, eight, small, vermiform, uninucleate sporozoites are produced (Pl. XXII Figs. 21 to 25).

9. The sporozoites serve for cross-infection, the merozoites for auto-infection.

10. The effect of the parasite on its host is manifested in the formation of bays or depressions by the progressive, peripheral atrophy of the cells with which free trophozoites are in contact, and in ruptured cells of the gut epithelium (Pl. XXII Figs. 11, 12).

11. A small parasite with a general resemblance to *Chytridiopsis*, and possibly allied to the *Haplosporidia*, is found beneath the ectoplasm in the neighbourhood of the nucleus of *Merogregarina* (Pl. XXII Figs. 26, 27, 28).

12. *Merogregarina* is a new genus, probably belonging to the Polysporous division of the *Schizogregarinae*. Its systematic position is fully discussed in Section IX of this memoir. (See also Addendum.)

London, August 1908.

Addendum.

To avoid delay, in Oct. 1908, a preliminary account (16), unillustrated, of my work on *Merogregarina* was published.

In Dec. 1908 an important review (15) of our present knowledge of the *Schizogregarinae*, together with a new classification of the group, was published by Dr. H. B FANTHAM of Cambridge. The group *Schizogregarinae* is therein considered from a much wider

point of view than has been previously adopted. Exigencies of space prevent my giving more than the merest outline of this valuable paper, in so far as it relates to classification. All the Schizogregarines, with the exception of the *Aggregatidae*, complete their life-cycle within one host, and so are homoïc. They constitute the section *Homoïca.* In these forms the position of the schizont with regard to the cells of the host brings nearly related organisms together. The parasites with extra-cellular schizogony, namely *Ophryocystis* and *Schizocystis* (together with *Eleutheroschizon* and *Siedleckia* perhaps) are members of the first subsection, the *Ectoschiza.* Contrasted with the *Ectoschiza* is the second subsection, the *Endoschiza,* so named because the schizogony of the parasites is intracellular, and comprising the *Selenidiidae* and *Merogregarinidae.*

The second section, *Heteroica*, is reserved for the *Aggregatidae,* where schizogony occurs in crabs and sporogony in Cephalopod Molluscs. FANTHAM's classification is tabulated thus:

Sub-order: **Schizogregarinae.** Gregarines with a schizogonic phase in their life-cycle.

Section I. **Homoïca.** Schizogregarines whose complete life-cycle takes place in a single host.

Sub-section (α) **Ectoschiza.** With schizont extracellular.
Ophryocystidae, with a single sporocyst.
e. g. *Ophryocystis.*
(?) *Eleutheroschizon* (sporogony unknown).
Schizocystidae. with numerous sporocysts.
e. g. *Schizocystis.*
(?) *Siedleckia* (sporogony unknown).

Sub-section (β) **Endoschiza.** With schizont intracellular.
Selenidiidae, with longitudinal myonemes the whole length of the body.
e. g. *Selenidium.*
Merogregarinidae, with longitudinal myonemes confined to the anterior (pre-nuclear) region.
e. g. *Merogregarina.*

Section II. **Heteroïca.** Schizogregarines whose life-history is divided between two hosts, with schizogony in the one, sporogony in the other.
Aggregatidae, in Crabs and Cephalopods.
e. g. *Aggregata.*



MOROFF's work on *Aggregata* is, unfortunately, partly contradictory and somewhat ambiguous (see FANTHAM, p. 396), and on this account, some authorities would, perhaps, consider that *Aggregata* does not belong to the Schizogregarines. However, in view of LÉGER and DUBOSCQ's careful experiments on feeding (see FANTHAM, p. 393) I think that one is quite justified in retaining the *Aggregatidae* within the Schizogregarines, for as FANTHAM (p. 407) says: "Classification is at the best only tentative and must change with advancing knowledge".

Considering the great difficulty in dealing with a group such as the Schizogregarines, the literature of which is widely scattered in many, sometimes small, papers, I think that the thanks of all protozoologists are due to Dr. FANTHAM for the task he has so admirably fulfilled in producing the first comprehensive account of the Schizogregarines.

References to Literature.

In the following List only the more important Memoirs on the *Schizogregarinae* have been cited. Further references will be found in the respective Bibliographies appended to these Memoirs.

1) Brasil, L. (1907): Recherches sur le cycle évolutif des Selenidiidae. Grégarines parasites d'Annélides polychètes. I. La schizogonie et la croissance des gamétocytes chez Selenidium caulleryi n. sp. Arch. f. Protistenk. Bd. VIII p. 370—397 1 pl.

2) Brasil, L. and Fantham, H. B. (1907): Sur l'existence chez les Sipunculides de Schizogrégarines appartenant à la famille des Selenidiidae. C. R. Ac. Sci. Paris T. 144 p. 518—520.

3) Caullery, M. and Mesnil, F. (1898): Sur une Grégarine cœlomique présentant dans son cycle évolutif une phase de multiplication asporulée (Gonospora). C. R. Soc. Biol. Paris Vol. 50 p. 65; also C. R. Ac. Sci. Paris T. 126 p. 262.

4) Caullery, M. and Mesnil, F. (1899): Sur quelques parasites internes des Annélides (*Selenidium* et *Siedleckia*). Trav. Stat. zool., Wimereux, VII, p. 80—99 1 pl.

5) — — (1901): Le parasitisme intracellulaire et la multiplication asexuée des Grégarines. C. R. Soc. Biol. Paris Vol. 53 p. 84 - 87.

6) Dogiel, V. (1907): Beiträge zur Kenntnis der Gregarinen. II. Schizocystis sipunculi nov. sp. Arch. f. Protistenk. Bd. VIII p. 203—215 1 pl.

7) Léger, L. (1900): Sur un nouveau Sporozoaire des larves de Diptères [Schizocystis]. C. R. Soc. Biol. Paris Vol. 52 p. 868; also C. R. Ac. Sci. Paris T. CXXXI p. 722.

8) — (1907): Les Schizogrégarines des Trachéates. I. Le genre Ophryocystis. Arch. f. Protistenk. Bd. VIII p. 159—202 4 pls.

9) Léger, L. and Duboscq, O. (1908): L'évolution schizogonique de l'Aggregata (Eucoccidium) eberthi (Labbé). Arch. f. Protistenk. Bd. XII p. 44—108 3 pls.

10) Minchin, E. A. (1903): The Sporozoa. in: Treatise on Zoology edited by E. Ray Lankester part 1 fasc. 2 p. 150—360. (Schizogregarines p. 191—192.)

11) Moroff, Th. (1908): Die bei den Cephalopoden vorkommenden Aggregataarten als Grundlage einer kritischen Studie über die Physiologie des Zellkernes. Arch. f. Protistenk. Bd. XI p. 1—224 11 pls.



12) Nusbaum, J. (1903): Über die geschlechtliche heterogame Fortpflanzung einer im Darmkanal von Henlea leptodera Vejd. schmarotzenden Gregarine Schaudinella henleae mihi. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXV p. 281—307 1 pl.

13) Schneider, A. (1883): Ophryocystis bütschlii n. sp. C. R. Ac. Sci. Paris XCVI p. 1378.

14) — (1885): Ophryocystis francisci. Tabl. Zool. Poitiers T. 1 p. 1—3 pl. 1.

References to Addendum.

15) Fantham, H. B. (1908): The Schizogregarines: a Review and a New Classification. Parasitology Vol. I p. 369—412, 9 figs. and Diagram.

16) Porter, Annie (1908): A new Schizogregarinae, *Merogregarina amaroucii* nov. gen., nov. sp., parasitic in the alimentary tract of the Composite Ascidian *Amaroucium* sp. Prelim. Communic., Arch. Zool. expér. ser. 4 vol. IX, Notes et Revue p. XLIV—XLVIII.

Explanation of Plate XXII.

Illustrating Miss Annie Porter's paper on *Merogregarina amaroucii* nov. gen. nov. sp., a Sporozoön from the digestive tract of the Ascidian, *Amaroucium* sp.

All Figures were outlined with camera lucida (Abbé), using Zeiss 3 mm apochromatic objective (homogeneous immersion) or Zeiss $^{1}/_{12}$" achromatic objective, with compensating oculars 8 and 12, and Huygenian 2. However in the case of Figure 1 a Zeiss DD objective was used.

Fig. 1. Section of gut of *Amaroucium*, showing heavy infection of *Merogregarina*. Trophozoites are seen cut across at various angles and levels, some through the nucleus, some above or below. Group of merozoites (*mz*) escaping into the gut. Deeply seated schizont (*sch*). Delafield's haematoxylin. × 300.

Fig. 2. Portion of gut showing free trophozoites in longitudinal and transverse section. One young trophozoite is seen attached to the epithelium by its rostrum or incipient epimerite. Small intracellular forms (young schizonts) are also seen. Iron-haematoxylin. × 700.

Fig. 3. Trophozoite with epimerite (*ep*) and myonemes (*my*). Its nucleus shows nuclear membrane, chromatin reticulum and karyosome (*ky*). Delafield's haematoxylin and Orange G. × 1500.

Fig. 4. Trophozoite with epimerite. Kleinenberg's haematoxylin. × 1000.

Fig. 5. Trophozoite, epimerite partly shed. Myonemes (*my*) are present in the anterior region. The nucleus shows karyosome (*ky*) and plasmosomes (*pl*). The protoplasm is alveolar. Delafield's haematoxylin and Orange G. × 1500.

Fig. 6. Free trophozoite, epimerite shed. Myonemes (*my*) well marked. Nucleus shows well marked karyosome and plasmosomes. Iron-haematoxylin. × 1500.

Fig. 7. Free trophozoite showing myonemes. Nuclear detail not well seen. Delafield's haematoxylin. × 1500.

Fig. 8. Portion of gut with free trophozoite in a bay or depression. The alveolar character of the protoplasm is well shown, also the karyosome in the nucleus. Delafield's haematoxylin. × 1000.

Fig. 9. Small free trophozoite. The chromatin reticulum of the nucleus is well marked. Delafield's haematoxylin. × 1500.

Fig. 10. Very broad trophozoite. The structure of the nucleus is well shown (chromatin reticulum, karyosome and plasmosomes). Iron-haematoxylin. × 1500.

Fig. 11. Two free trophozoites in contiguity in a bay of the gut-epithelium. Each shows myonemes, and a nucleus with chromatin reticulum and karyosome. In the case of the one on the right, the karyosome (marked *ky*) exhibits a dark crescentic area. Delafield's haematoxylin. × 1500.

Fig. 12. Two free trophozoites, in separate bays in the gut-epithelium, seen in slightly oblique section. There is a thin, clear area of ectoplasm (*ect*) around the periphery of each. The trophozoite on the left shows alveolar protoplasm, and its nucleus exhibits a well marked nuclear membrane, with chromatin reticulum and karyosome. Delafield's haematoxylin. × 1500.

Fig. 13. Young trophozoite attached to epithelial cell of the gut by its rostrum or incipient epimerite. Iron-haematoxylin. × 1000.

Fig. 14. Merozoite (young trophozoite) which has just entered the gut-epithelium. Nuclear detail not clearly exhibited. Kleinenberg's haematoxylin. × 1000.

Fig. 15. Two intra-epithelial parasites, young schizonts, each lying in a space in the gut-epithelium. These parasites are older than those depicted in Figs. 13 and 14. Delafield's haematoxylin and Orange G × 1000.

Fig. 16. Deep seated schizont, apparently about to fragment as the nuclear membrane is thin in places. A narrow channel still remains open in this case, indicating the path of entry of the parasite into the gut-epithelium. Also small trophozoite with epimerite in contact with an epithelial cell. Delafield's haematoxylin. × 700.

Fig. 17. Schizont, lying in clear space in gut-epithelium. The nucleus has divided into many small daughter nuclei, around each of which the protoplasm has begun to segregate. Iron-haematoxylin. × 1500.

Fig. 18. Two groups of merozoites seen lying in spaces in the gut-epithelium. The merozoites are cut through obliquely. Most of them exhibit a nucleus in or near the plane of section. Iron-haematoxylin. × 2200.

Fig. 19. Group of merozoites in transverse section. Nucleus seen in most cases. Iron-haematoxylin. × 2200.

Fig. 20. Merozoites, each with its nucleus, seen in longitudinal section. The group of merozoites lies in a large space in the gut-epithelium, which is just beginning to communicate with the lumen of the gut by a pore, by means of which the merozoites will escape into the lumen. Iron-haematoxylin. × 2200.

Fig. 21. Association of two trophozoites (sporonts or gametocytes), probably end to end. The individuals show much difference in size, but this is probably due to the plane of the section being oblique. Iron-haematoxylin. × 1000.

Fig. 22. Section of gut showing association of two gametocytes, which are surrounded by a common cyst. Neither gametocyte shows much structural detail. Kleinenberg's haematoxylin. × 1000.

Fig. 23. Transverse section (not quite median) of a sporocyst, showing group of eight contained sporozoites (*spz*). Kleinenberg's haematoxylin. × 1500.

Fig. 24. Longitudinal section of sporocyst or spore, showing five sporozoites (*spz*), each with a nucleus. Kleinenberg's haematoxylin. × 1500.

Fig. 25. Longitudinal section of spore, with contained sporozoites (*spz*). Kleinenberg's haematoxylin. × 1500.



Fig. 26. Small trophozoite containing an intracellular parasite (*par*) in a clear space just below its nucleus. This parasite, which resembles *Chytridiopsis*, is depicted in its early stage, as a mass of cytoplasm containing three nuclei. DELAFIELD's haematoxylin and Orange G. × 1500.

Fig. 27. Small trophozoite with intracellular parasite. The parasite (*par*) is a multinucleate "plasmodium" at this stage. DELAFIELD's haematoxylin and Orange G. × 1500.

Fig. 28. Trophozoite with well marked nucleus, with a compact karyosome (*ky*) showing a darker crescentic area of chromatin. Just above the nucleus of the trophozoite is a well marked intracellular parasite (*par*) in the form of several uninucleate corpuscles arranged in a cluster. Iron-haematoxylin. × 1500.

(Aus dem königl. Institut für Infektionskrankheiten zu Berlin.)

Multiple Teilung und Reduktion bei *Adelea ovata* (A. Schneider).

Von
Victor Jollos.

(Hierzu Tafel XXIII u. XXIV und 1 Textfigur.)

Der Bau und die Entwicklung von *Adelea ovata* A. Schneider, einer der im Darme von *Lithobius forficatus* vorkommenden Coccidienarten, ist in neuerer Zeit besonders eingehend von M. Siedlecki (1899) beschrieben worden. Diesem Forscher verdanken wir die Aufklärung des Entwicklungskreises und verschiedener interessanter cytologischer Vorgänge bei dem genannten Coccidium.

Dennoch erschienen manche Punkte unvollständig oder der Nachprüfung bedürftig, und zwar galt dies besonders von der Darstellung der Kernteilungen. Sie genauer zu erforschen war daher die Aufgabe dieser Untersuchung.

Das Material hierzu ließ sich unschwer beschaffen, da die Lithobii in und um Berlin sich relativ häufig infiziert erwiesen. Es wurden in Sublimat-Alkohol nach Schaudinn oder Flemming'scher Lösung konservierte Ausstrich- und Schnittpräparate angefertigt. Als Färbung diente hauptsächlich das Heidenhain'sche Eisenhämatoxylin; zur Kontrolle wurden auch verschiedene andere Farbstoffe — Delafield's Hämatoxylin, Boraxkarmin, Safranin usw. — angewandt.

Der Entwicklungskreis von *Adelea ovata.*

Die Entwicklung von *Adelea ovata* verläuft nach den Angaben Schaudinn's und Siedecki's (1897, 1899) im wesentlichen folgendermaßen: Die aus der Sporocyste ausschlüpfenden Sporozoiten dringen in das Darmepithel des Tausendfußes ein und wachsen dort zu Schizonten heran. Dabei lassen sich zwei Typen unterscheiden, die man als männlichen und weiblichen bezeichnen muß. Beide Formen teilen sich auf multiple Weise (Schizogonie), und die entstehenden Merozoiten befallen neue Epithelzellen, wo sie wiederum zu Schizonten werden. Nach einiger Zeit kommt es zur Ausbildung von Gameten: Eine weibliche Form wächst heran und gelangt in das Darmlumen; eine männliche legt sich an sie und teilt sich zu vier Microgameten, während die weibliche einen Teil ihrer chromatischen Substanz ausstoßen soll. (Nach Siedlecki handelt es sich hierbei nicht um Reduktion, sondern um eine „épuration".) Es erfolgt die Befruchtung, an die sich die Ausbildung der Oocyste anschließt. In ihr entsteht eine Anzahl von Sporocysten, die zur Übertragung der Parasiten dienen und je zwei Sporozoiten enthalten.

Uns beschäftigt hier vor allem die Schizogonie. Wie verläuft sie, und in welchem Verhältnis steht die bei ihr von Schaudinn und Siedlecki beschriebene „multiple Zerfallsteilung" des Kernes zu anderen Teilungsvorgängen?

Schizogonie.

a) Weibliche Form.

Beginnen wir mit den weiblichen Formen: Die heranwachsenden weiblichen „Trophozoiten" (Schizonten) besitzen ein klares Plasma, das aus relativ großen deutlichen Waben besteht. Nur in der Umgebung des Kernes ist es häufig verdichtet und enthält Reservestoff- oder andere färbbare Substanzen, die allmählich verbraucht werden.

Der Kern liegt ungefähr in der Mitte der Zelle, ist gewöhnlich scharf umgrenzt und hat eine erhebliche Größe. Bei jungen Formen nimmt er nicht selten fast den ganzen Querschnitt ein. Da er aber langsamer als das Plasma wächst, so ändert sich das Verhältnis allmählich zu seinen Ungunsten (Siedlecki).

In seinem Inneren, bald in der Mitte, bald am Rande befindet sich ein großes, sehr chromatinreiches Caryosom, das meist von einem hellen Hof umgeben wird, eine Erscheinung, die in der letzten Zeit bei verschiedenen Protozoen beschrieben worden ist und vielleicht einen Ausdruck reger Stoffwechselumsätze darstellt. Oft sieht man außerdem viele in eine Art lockeren Gerüstes angeordnete, ab und zu auch unregelmäßig verstreute kleinste Brocken und Körnchen chromatischer Substanz (Taf. XXIII Fig. 2), die allerdings gewöhnlich diffus über den Außenkern verteilt ist.

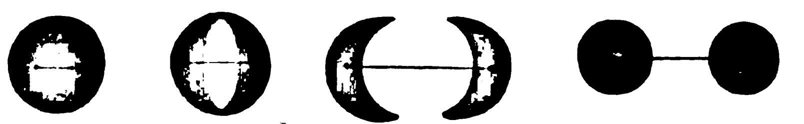
Das Caryosom läßt bei gut differenzierten Präparaten eine deutliche kernartige Struktur erkennen. Vom Zentrum zur Peripherie verlaufen durchbrochene Chromatinbänder in verschiedener Zahl und Anordnung, die von einer heller gefärbten Grundsubstanz (Plastin) umgeben sind (Fig. 1). Gelegentlich treten auch Vacuolen auf. Fast nie läßt sich aber im Ruhezustand ein Centriol feststellen, dessen ständiges Vorhandensein dennoch auf Grund der Teilungsvorgänge und in Analogie mit anderen näher untersuchten Protozoen angenommen werden muß.

Die Größe der Merozoiten und Schizonten ist, wie schon Siedlecki mitteilt, bedeutenden Schwankungen unterworfen. Erwähnt sei aber, daß die allem Anscheine nach völlig herangewachsenen Formen in den von mir untersuchten Fällen im Durchschnitt auffällig kleiner waren als von dem genannten Forscher angegeben wird. Wären nicht Gestalt, Bau und Entwicklung die gleichen und alle Übergänge vorhanden, so könnte man oft versucht sein, sie für eine andere Art zu halten. Vielleicht erklärt sich dieser Größenunterschied aus dem Umstande, daß meist sehr stark infizierte Lithobii untersucht wurden; wenigstens fanden sich in einigen nur relativ wenige Parasiten enthaltenden Tieren Individuen, die den von Siedlecki gemessenen Umfang besaßen oder ihn sogar noch weit übertrafen. Für die uns hier beschäftigenden Vorgänge ist diese Frage natürlich ohne Bedeutung, zumal da die Kernvermehrung bei dem gleichfalls im Darme von *Lithobius forficatus* lebenden *Coccidium lacazei* (*schneideri*) prinzipiell in derselben Weise erfolgt.

Die Teilung kann zu ganz verschiedener Zeit einsetzen. Daher finden sich neben erwachsenen weiblichen Formen, die erst eben mit der Kernvermehrung beginnen, häufig noch recht junge, die in dieser Hinsicht bereits viel weiter vorgeschritten sind.

Zunächst tritt bei der Schizogonie im Innern des Caryosoms — wenn auch nur selten deutlich — ein Zentralkorn (Centriol) hervor und durchschnürt sich. Die beiden Tochtercentriole rücken aus-

einander und zerstemmen dabei gewissermaßen das Caryosom. Sein mittlerer Teil wird immer dünner und heller; die Enden runden sich etwas ab; es bleibt dann nur noch eine feine Verbindungsbrücke, schließlich verschwindet auch sie, und wir haben zwei neue allmählich auseinanderrückende Caryosome innerhalb des alten Kernes. (Vgl. Textfig. und Taf. XXIII Fig. 3, 11, 13, 4, Taf. XXIV Fig. 29.)



Textfigur A. Schematische Darstellung der Caryosomteilung bei der Schizogonie von *Adelea ovata*.

Der ganze Verlauf der Caryosomdurchschnürung entspricht im wesentlichen dem in jüngster Zeit von Nägler (1909) eingehend beschriebenen Teilungsmodus bei Amöben der *Limax*-Gruppe und muß daher gleichfalls als primitive Mitose („Promitose“) bezeichnet werden. Bei *Adelea ovata* treten nur die Centriole meist weniger klar hervor, da sie gewöhnlich mit dem umgebenden Chromatin verbacken sind. Daß es sich aber bei den beschriebenen Zentralkörnern wirklich um Centriole handelt, kann wohl keinem Zweifel unterliegen: sie leiten ja die Teilung ein, sie bleiben lange Zeit durch eine feine Brücke („Centrodesmose“) verbunden, und ihrem Auseinanderweichen geht die Durchschnürung des Caryosoms parallel.

In seltenen Fällen kommt es auch zur Bildung einer richtigen mitotischen Teilungsfigur mit Spindelfasern und einer Art Äquatorialplatte, wie dies in Taf. XXIII Fig. 5 dargestellt ist.

Das Außenchromatin scheint sich an all diesen Vorgängen zunächst nicht zu beteiligen, was wiederum mit dem Verhalten bei einigen *Limax*-Amöben übereinstimmt. —

Der weitere Verlauf der Schizogonie kann nun auf zweierlei Weise erfolgen: In der Mehrzahl der beobachteten Fälle (Fig. 6—9) streckt sich entsprechend dem Auseinanderweichen der beiden Caryosome der Kern in die Länge. Es entsteht eine anfänglich sehr feine Trennung, die allmählich immer deutlicher wird, bis zwei wohlumgrenzte Kerne gebildet sind, die sich gewöhnlich abrunden und weit voneinander fortrücken. Ihr Bau stimmt vollkommen mit dem des ursprünglichen Kernes überein, und auch an ihnen vollzieht sich sehr bald die Teilung in der eben beschriebenen Weise. Die Caryosomdurchschnürung und daran anschließend die der Kerne geht dann ganz entsprechend immer weiter, wobei sich aber all-

mählich die gesamte chromatische Substanz auf die Caryosome konzentriert. Mitunter ist dies schon bei der ersten Teilung zu beobachten (Fig. 6). Schließlich wird so das ganze Plasma des Coccidiums von kleinen Kernen erfüllt, deren jeder aus einem ursprünglichen Caryosom besteht, das von einem hellen Hof umgeben ist (Fig. 16).

Dieses Stadium kann nun aber auch auf einem anderen Wege erreicht werden, den wir zunächst verfolgen wollen (Fig. 11—15).

Oft, und zwar vor allem bei großen Formen, durchschnürt sich nach der ersten Teilung des Caryosoms der Kern nicht, sondern jedes der entstandenen Tochtercaryosome teilt sich von neuem auf dieselbe primitiv-mitotische Weise wie das erste Mal, und so geht es immer weiter. Da die Teilungen nicht gleichzeitig zu erfolgen brauchen, so sieht man bald 3, bald 4, 5, 6 und mehr Caryosome innerhalb der alten Kernmembran, die aber allmählich immer undeutlicher wird.

Häufig — aber durchaus nicht immer — ist bei dieser Vermehrung die Durchschnürung ausgesprochen heteropol: vom ursprünglichen Caryosom löst sich nacheinander eine Reihe kleinerer los, die sich dann meist nicht weiter teilen (Fig. 14).

Das Außenchromatin wird auch hier immer unscheinbarer, sei es daß es aufgebraucht wird, oder sich an die gewöhnlich von einem hellen Hof umgebenen Caryosome lagert.

Die Teilung des ganzen Kernes scheint noch fast auf jedem Stadium erfolgen zu können. Sind nur wenige Caryosome vorhanden, so ist die Durchschnürung der bei der ersten Vermehrungsweise beschriebenen ähnlich, nur daß sie eben entsprechend der größeren Zahl von Attraktionszentren unregelmäßiger aussieht (Fig. 10); die Kernvermehrung geht dann wie dort weiter. Gewöhnlich rücken jedoch die Caryosome erst nach einer ganzen Reihe von Teilungen rasch auseinander, so daß wiederum das Stadium erreicht wird, bei dem das Plasma von einer Anzahl kleiner von einem hellen Hof umgebener Caryosome erfüllt ist.

Nur diese letzte Vermehrungsweise ist bisher — wenn auch nicht ganz richtig — beschrieben worden. Die erste, bei der sich die Kerne gleich im Anschluß an die Caryosome teilen, wird weder von SCHAUDINN und SIEDLECKI in ihrer gemeinsamen Mitteilung, noch in SIEDLECKI's ausführlicher Arbeit erwähnt. Dagegen ist ein ihr in mancher Beziehung ähnliches Verhalten von SCHAUDINN für *Eimeria* (*Coccidium*) *schubergi* angegeben.

Der weitere Verlauf der Schizogonie der weiblichen Formen von *Adelea ovata* ist in allen Fällen der gleiche: Die Carysome

lockern sich auf, nehmen unregelmäßige Gestalt an (Fig. 17) und geben dann fast ihr gesamtes Chromatin ab. Dabei entstehen meist die charakteristischen Sternchenfiguren (Fig. 18), die schon bei verschiedenen Arten abgebildet und beschrieben worden sind. Die ursprünglich groben Brocken chromatischer Substanz werden allmählich immer feiner verteilt, und es bildet sich schließlich ein sehr dichtes Gerüstwerk, in das viele verschieden große Körnchen eingelagert sind (Fig. 19). Gleichzeitig tritt eine vorher nur schwer oder gar nicht feststellbare Umgrenzung des Kernes immer deutlicher hervor. Bald erfolgt dann die Teilung des Plasmas, das sich schon während der Kernvermehrungsvorgänge stark verdichtet, und die Loslösung der Merozoiten.

Im Gegensatz zu den Angaben SIEDLECKI's muß besonders betont werden, daß sich das Caryosom durch die ganze Schizogonie verfolgen läßt. Da schließlich, wie eben ausgeführt worden ist, fast seine ganze chromatische Substanz zur Bildung des neuen Außenkernes dient, so wird es am Ende sehr unscheinbar. Häufig bleibt wohl nur noch das Centriol übrig (Fig. 19). Aber wenigstens in dieser Form läßt es sich auf allen Stadien, auch bei den jüngsten weiblichen Merozoiten (Fig. 20), feststellen, wenn auch lange nicht so leicht wie bei den männlichen Formen oder den entsprechenden Stadien von *Coccidium lacazei (schneiderii)* und durchaus nicht bei jedem Individuum, was ja bei der geringen Größe des Gebildes und der Menge des Außenchromatins nicht wundernehmen kann.

Im Laufe der Schizogonie sehen wir also einen cyklischen Auf- und Abbau des Carysoms. Bei den jüngsten weiblichen Merozoiten ist es winzig klein, vielleicht nur als Centriol vorhanden, während der Außenkern sehr chromatinreich erscheint. Mit dem Heranwachsen der weiblichen Formen vergrößert sich auch das Carysom stark, der Außenkern wird immer unansehnlicher. Am Ende der Teilungen läßt sich schließlich nichts mehr von ihm erkennen, die gesamte chromatische Substanz ist auf die Caryosome konzentriert. Dann aber erfolgt ziemlich rasch der Abbau: Die Caryosome stoßen fast ihr ganzes Chromatin ab, das nun zu neuen Außenkernen wird, und wir gelangen wieder zu dem Stadium, von dem wir ausgegangen sind.

Aus unserer Darstellung geht hervor, daß die Ansicht SIEDLECKI's hinsichtlich der Bildung der Merozoitenkerne nicht zutrifft. Nach seiner Beschreibung bleibt das Außenchromatin während der intranucleären Vermehrung wie beim Auseinanderrücken der Caryosome zunächst ziemlich unverändert an seinem anfänglichen Platze.

Die Caryosome sollen es erst später an sich ziehen und mit ihm zusammen die Sternchenformen bilden. Ein Blick auf unsere Fig. 16 oder Pl. I Fig. 5 der Abbildungen von Siedlecki (1899) selbst genügt wohl, um das Irrige dieser Darstellung zu erkennen. Ist doch auf diesem recht häufig zu beobachtenden Stadium, das in jedem Falle bei der Schizogonie durchlaufen wird, vom ursprünglichen Kern keine Spur mehr vorhanden. Bei der ersten von uns betrachteten Teilungsweise versteht sich dies ja von selbst, da der ganze Kern oftmals durchschnürt wird; aber auch bei der zweiten Art der Vermehrung schwindet allmählich nicht nur die Membran des Kernes, sondern auch sein Außenchromatin. Stets ist schließlich — wie die angegebenen Figuren zeigen — die gesamte chromatische Substanz auf die zahlreichen kompakten kleinen Caryosome konzentriert. Nur von ihnen aus können daher die Kerne der neuen Merozoiten entstehen. —

Die Bedeutung des Caryosoms der Protozoen ist in den letzten Jahren vielfach erörtert worden. Die meisten Forscher erblicken in ihm nur eine Anhäufung von chromatischer Substanz, die nach der Ansicht der einen (Goldschmidt und Popoff (1906), Moroff (1908)) ausschließlich vegetativen, nach der anderer (Siedlecki (1905)) bald vegetativen, bald generativen Funktionen dienen soll. Demgegenüber haben vor allem Hartmann uud v. Prowazek (1907) betont, daß das Caryosom ein bleibendes, dem Centrosom homologes Zellorgan darstellt.

Das Verhalten bei *Adelea ovata* gibt uns einen neuen klaren Beleg zugunsten dieser letztgenannten Anschauung: Das Caryosom kann hier nicht allein aus vegetativem Chromatin bestehen, da es zeitweilig den ganzen Kern bildet, nicht allein aus generativem, da ständige Umsätze an ihm zu beobachten sind. Schließlich ist es auch keine bloße Anhäufung chromatischer Substanz, sondern ein cyklischen Veränderungen unterliegendes, aber in seinem wohl wesentlichsten Bestandteil, dem Centriol, sich dauernd erhaltendes Zellorgan, ja, wie noch dargelegt werden soll, ein vollkommener Kern.

Andere genauer untersuchte Coccidien wie *Coccidium schubergi* und *Caryotropha mesnilii* zeigen recht ähnliche Verhältnisse. Besonders *Caryotropha* läßt nach den Abbildungen und der Beschreibung Siedlecki's (1907) die cyklischen Veränderungen des Caryosoms aufs schönste erkennen. (Über seine angebliche Ausstoßung bei der Bildung der Gameten wird bei der Reduktion zu sprechen sein.)

Nicht bei allen Arten kommt aber dem Caryosom die hier geschilderte Rolle zu. So ist es bei *Adelea zonula* nach Moroff (1907)

ein vergängliches Gebilde und außer ihm noch ein „Nucleocentrosom“ vorhanden. — Was bei *Adelea ovata* einen einzigen Körper bildet, ein Caryosom, in dem sich ein Centriol befindet, liegt hier also nebeneinander, und hier wie dort bleibt nur das Teilungsorgan dauernd bestehen.

b) Männliche Form.

Bei den männlichen Formen erfolgt die Schizogonie auf ganz ähnliche Weise wie bei den weiblichen. Auch bei ihnen kann sich an jede primitiv-mitotische Teilung des Caryosoms eine Kerndurchschnürung anschließen, oder aber die Caryosome vermehren sich innerhalb der Kernmembran weiter, um dann gleichzeitig auseinanderzurücken. Während der ganzen Schizogonie sind sie mühelos zu erkennen, da sie auch bei der Bildung der Merozoitenkerne und in den jüngsten Merozoiten niemals so unscheinbar werden wie auf den entsprechenden weiblichen Stadien.

Die jungen männlichen Formen (Fig. 21) sind längliche, ziemlich schmale Zellen mit großem, von einer deutlichen Membran umgebenen, ovalen Kern, dessen Caryosom fast immer an einem Ende gelegen ist und auch hier häufig einen hellen Hof besitzt. Das gut entwickelte Außenchromatin bildet ein unregelmäßiges Gerüstwerk oder kann in Brocken und Stäbchen verstreut sein. Das Plasma ist ziemlich dicht gebaut und enthält — gewöhnlich auf der dem Caryosom abgewandten Seite — ein (nur selten fehlendes) Häufchen Pigmentkörner von wechselnder Größe.

Wie nun Siedlecki in seiner ausführlichen Arbeit (im Gegensatz zu der vorläufigen Mitteilung) mit Recht annimmt, können diese jungen Merozoiten beträchtlich wachsen, und zwar vor allem im Querschnitt (Fig. 25, 26), (die Länge scheint sich sogar zunächst zu verringern). Protoplasma wie Kern lockern sich allmählich stark auf, die Caryosomteilung setzt aber meistens schon vorher ein.

Überhaupt verläuft die ganze Vermehrung bei den männlichen Formen von *Adelea ovata* wohl bedeutend rascher und beginnt meist früher. Sieht man doch nicht selten bei den noch nicht vom Schizonten losgelösten männlichen Merozoiten die erste Caryosomdurchschnürung bereits vollzogen (Fig. 28). Sie erfolgt fast immer in der Längsachse der Zelle, und eine feine Verbindung (Centrodesmose) bleibt zwischen den an die beiden Enden des Kernes rückenden Caryosomen oft noch lange bestehen (Fig. 22).

Der weitere Gang der Kernvermehrung bringt gegenüber den weiblichen Formen nichts wesentlich Neues. Die folgenden Stadien

sind auch von Siedlecki (1899, Fig. 14—17) genau genug abgebildet worden.

Interessant ist aber der Umstand, daß sich neben den beiden Modifikationen der Schizogonie bei den männlichen Merozoiten ab und zu noch eine Zweiteilung der ganzen Zelle findet (Fig. 29, 30). Das Außenchromatin bildet bei diesem Vorgange nicht wie sonst ein unregelmäßiges Gerüstwerk, sondern ist mit dem sich auch hier primitiv-mitotisch teilenden Caryosom vereint. Rücken dann die neuen Caryosome — oder richtiger Kerne — auseinander, so schnürt sich das Plasma zwischen ihnen durch, und es entstehen also durch Querteilung zwei kleine Coccidien, die je nach der Lage des ursprünglichen Kernes gleichen oder recht verschiedenen Umfang besitzen.

Entstehung und Wesen der multiplen Kernteilung bei *Adelea ovata.*

Überblicken wir die ganze Schizogonie von *Adelea ovata*, so ist von theoretischer Bedeutung vor allem der Umstand, daß sie uns erlaubt, tiefer in das Wesen „multipler“ Kernvermehrung einzudringen.

Einmal zeigen die verschiedenen bei derselben Art noch zu beobachtenden Teilungsweisen deutlich den Gang ihrer Entwicklung: Aus einer ursprünglichen wiederholten Durchschnürung von Caryosom, Kern und Protozoon wird zuerst — durch Ausfallen der Teilung der ganzen Zelle — eine Vielkernbildung, alsdann — durch Unterdrücken der Kerndurchschnürung — ein einziger Kern mit zahlreichen Caryosomen.

Schon die Ableitung dieses letzten Vermehrungsmodus läßt aber ferner vermuten, daß es sich bei ihm um einen Kern von besonderer Art handelt, der nur scheinbar einheitlich ist. Und in der Tat muß jedes der in ihm befindlichen von einem hellen Hof umgebenen Caryosome als selbständiger totipotenter Kern betrachtet werden. Dafür spricht ihr Bau wie ihre Entstehung durch mitotische Teilungen, und eindeutig beweist es schließlich der Umstand, daß aus jedem der Kern eines neuen Individuums hervorgeht.

Die multiple Zerfallsteilung beruht also bei *Adelea ovata* auf dem Auseinanderrücken der selbständigen

Elemente eines infolge einer Reihe primitiv-mitotischer intranucleärer Caryosomdurchschnürungen „polyenergid“ [1]) gewordenen Kernes.

Bei *Coccidium lacazei* (*schneideri*), wahrscheinlich auch beim Kaninchencoccidium handelt es sich im wesentlichen um den gleichen Vorgang. Weitgehende Übereinstimmung zeigt ferner das Verhalten der Microgametocyten von *Haemoproteus noctuae* und *Leucocytozoon ziemanni* nach der Darstellung Schaudinn's (1905).

Nachzuprüfen wäre nun, ob nicht auf dieser Basis eine einheitliche Auffassung der bisher so verschiedenartig anmutenden Kernvermehrungsweisen zu erreichen ist. [2])

Reduktion.

Zum Schluß sei noch kurz auf ein anderes Stadium der Entwicklung von *Adelea ovata* eingegangen, nämlich auf die Bildung der Macrogameten. Während aus den männlichen Formen — ganz entsprechend der Entstehung der Spermatozoen vielzelliger Tiere — vier Microgameten hervorgehen, von denen in der Regel nur einer in den Macrogameten eindringt, konnte Siedlecki bei den weiblichen Coccidien dieser Art keine Reifeteilungen feststellen. Wohl aber beschreibt er eine Ausstoßung chromatischer Substanz aus dem Kerne der weiblichen Formen, die ungefähr gleichzeitig mit der Bildung der Microgameten stattfinden soll und von ihm als „épuration“ bezeichnet wird.

In keinem einzigen Falle konnte ich einen solchen Vorgang beobachten, und auch Dobell (1908), der speziell die Entstehung der Microgameten verfolgt hat, bildet auf keiner seiner Figuren etwas derartiges ab. Endlich machen auch die von Siedlecki wiedergegebenen entscheidenden Stadien einen sehr wenig normalen Eindruck. Man vergleiche nur Pl. II Fig. 21 seiner Abbildungen mit

[1]) Diese Bezeichnung sei auf Vorschlag Dr. Hartmann's gewählt, der bei Radiolarien — nach mündlicher Mitteilung — ganz ähnliche Kernbildungen feststellen konnte.

[2]) Ein Versuch in dieser Richtung ist bereits von Hartmann — auf Grund seiner Radiolarienuntersuchungen und meiner hier mitgeteilten Ergebnisse bei *Adelea ovata* — in einem Vortrage bei der Gesellschaft naturforschender Freunde unternommen worden und gelangt demnächst im Biologischen Centralblatt zur Veröffentlichung.



den daneben dargestellten Individuen, die nichts von einer Chromatinausstoßung zeigen. — Daher darf man wohl daran zweifeln, daß es sich bei der „épuration“ Siedlecki's um einen zur regelmäßigen Entwicklung der Macrogameten gehörigen Vorgang handelt; sicher aber bildet sie keinen Ersatz der Reduktion, da ich verschiedentlich Stadien fand, die schwerlich anders denn als richtige „Reifeteilungen“ aufgefaßt werden können.

Bei herangewachsenen weiblichen Formen aus dem Darmlumen sieht man mitunter Caryosomteilungen, die sich recht auffällig von den gewöhnlich zu beobachtenden unterscheiden, die bei der multiplen Vermehrung beschrieben worden sind (Fig. 33a u. b). Während sonst die Caryosome bei der Teilung eine gedrungene, etwa tonnenförmige Gestalt besitzen und dann in der Mitte eine tiefe Einschnürung zeigen, strecken sie sich hier sehr in die Länge (Fig. 31) und nehmen später ausgebuchtete Biskuitform an. Da die Streckung meist in der Querachse des Coccidiums erfolgt, nähert sich der eine Pol naturgemäß bald der Peripherie; auch der ganze Kern scheint während dieses Vorganges etwas in derselhen Richtung zu wandern. Das Plasma wölbt sich nun an dieser Stelle vor, und es wird schließlich nach weiterer Streckung von Caryosom wie Kern ein kleiner Reduktionskörper abgeschnürt, der genau wie bei den Metazoen aus der einen Kernhälfte und einer Portion Plasma besteht. Fig. 32 dürfte zur Klarstellung des ganzen Vorganges genügen.[1])

Die Reduktionsteilung erfolgt schon ziemlich früh, bevor sich ein männliches Coccidium an die weibliche Form gelegt hat, und scheint sehr rasch zu verlaufen. Spätere Stadien daraus finden sich daher im fixierten Präparat nur äußerst selten, weshalb auch nicht festgestellt werden konnte, ob etwa noch ein zweiter Reduktionskörper gebildet wird, was immerhin recht wahrscheinlich ist. —

Reifeteilungen weiblicher Coccidien kannte man — im Gegensatz zu dem Verhalten verschiedener männlicher Formen (*Adelea, Klossia, Légerella*) — bisher nur bei *Cyclospora caryolytica* (Schaudinn 1902). Bei allen anderen Arten sind nur Ausstoßungen chromatischer Substanz, und zwar meistens des Caryosoms beschrieben worden. Unsere Feststellungen bei *Adelea ovata* zeigen nun, daß es sich bei

[1]) Daß es sich hier wirklich um Reduktionsteilung und nicht, wie man vielleicht einwenden könnte, nur um ein beim Ausstreichen entstandenes Kunstprodukt handelt, beweist — neben der Regelmäßigkeit des Bildes und seinem mehrmaligen Vorkommen — vor allem die völlig abweichende Art der Caryosomdurchschnürung, deren Beginn schon lange vor dem Hervorwölben des Plasmas zu beobachten ist (vgl. Fig. 31 u. 33a).



dieser „épuration nucléaire“, die ja nach SIEDLECKI auch hier stattfinden soll, um einen Vorgang handelt, der mit der Reduktion nichts zu tun hat und wohl der den Reifeteilungen vorausgehenden Kernverminderung der Metazoeneier oder allgemein der Ausscheidung „vegetativer Chromidien“ entspricht.

Die „Ausstoßung des Caryosoms“ könnte freilich in manchen Fällen (*Caryotropha mesnilii*, *Coccidium schubergi*) auch das letzte Stadium einer rasch verlaufenden Teilung bilden. Zum mindesten aber ist es in hohem Maße unwahrscheinlich, daß das Caryosom dort, wo es wie bei *Adelea ovata* ein Centriol enthält, völlig entfernt wird.

Bei *Caryotropha mesnilii* z. B. ist dies auch keineswegs aus den von SIEDLECKI (1907) beigebrachten Abbildungen zu entnehmen. Im Gegenteil erwähnt sogar dieser Forscher selbst, daß nach der Befruchtung „runde, kleinen Caryosomen ähnliche Körperchen“ zu sehen sind, die nach seiner Ansicht vielleicht den „Nucleocentrosomen“ von *Adelea zonula* (s. oben) entsprechen. Wie aber schon oben gesagt worden ist und aus SIEDLECKI's Figuren sicher hervorgeht, befindet sich bei *Caryotropha mesnilii* der dem Nucleocentrosom entsprechende Teilungsapparat innerhalb des Caryosoms, das also auch hier in seinem wichtigsten Stück dauernd erhalten bleibt.

Herrn Privatdozenten Dr. M. HARTMANN sei auch an dieser Stelle für die mannigfachen Anregungen, die ich von ihm empfing, und das Interesse, das er meiner Arbeit zuwandte, von Herzen gedankt.

Literaturverzeichnis.

Dobell, C. (1907): Observations on the life-history of Adelea ovata Aimé Schneider, with a note on a new gregarine from the gut of Lithobius forficatus. Proceed. Royal Soc. B. Vol. 79.

Goldschmidt, R. u. Popoff, M. (1907): Die Caryokinese der Protozoen und der Chromidialapparat der Protozoen- und Metazoenzelle. Arch. f. Protistenk. Bd. 8.

Hartmann, M. (1908): Eine neue Dysenterieamöbe, Entamoeba tetragena (Viereck). Verh. Deutsch. tropenmed. Ges. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 12 Beiheft 5.

Hartmann, M. u. Prowazek, S. v. (1907): Blepharoplast, Caryosom und Centrosom. Arch. f. Protistenk. Bd. 10.

Hertwig, R. (1902): Die Protozoen und die Zelltheorie. Arch. f. Protistenk. Bd. 1.

Moroff, Th. (1907): Untersuchungen über Coccidien. I. Adelea zonula nov. sp. Arch. f. Protistenk. Bd. 8.

— (1908): Die bei den Cephalopoden vorkommenden Aggregataarten als Grundlage einer kritischen Studie über die Physiologie des Zellkernes. Arch. f. Protistenk. Bd. 11.

Nägler, K. (1909): Entwicklungsgeschichtliche Studien über Amöben. Arch. f. Protistenk. Bd. 15.

Schaudinn, F. (1900): Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontogenie Bd. 13.

— (1902): Studien über krankheitserregende Protozoen. I. Cyclospora caryolytica Schaud., der Erreger der perniciösen Enteritis des Maulwurfs. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 18.

— (1904): Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochäte. Ibid. Bd. 20.

Schaudinn, F. u. Siedlecki, M. (1897): Beiträge zur Kenntnis der Coccidien. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1897 p. 192—203.

Siedlecki, M. (1899): Etude cytologique et cycle évolutif de Adelea ovata Schneider. Ann. de l'Inst. Pasteur Vol. 13.

— (1905): Über die Bedeutung des Caryosoms. Bull. de l'Acad. des sciences de Cracovie Classe d. sciences math. et nat.

— (1907): Über die Struktur und die Lebensgeschichte von Caryotropha mesnilii. Ibid.

Tafelerklärung.

Sämtliche Figuren sind nach gefärbten Präparaten mit Hilfe des ABBE'schen Zeichenapparates in Höhe des Objekttisches entworfen. Vergrößerung: ZEISS hom. Immers. $^1/_{12}$ und Comp.-Oc. 12 (nur Fig. 31 Oc. 8).

Tafel XXIII.

Fig. 1—20. Schizogonie der weiblichen Form.
Fig. 1 u. 2. Herangewachsene weibliche Coccidien.
Fig. 3 u. 4. Erste Caryosomteilung.
Fig. 5. Caryosommitose.
Fig. 6—9. Durchschnürung des Kernes im Anschluß an die Caryosomteilungen.
Fig. 10. Übergang zur zweiten Vermehrungsweise.
Fig. 11—15. Bildung eines „polyenergiden" Kernes.
Fig. 13. Caryosomteilung mit deutlichen Centriolen.
Fig. 14. Ungleichmäßige Caryosomdurchschnürung.
Fig. 16. Stadium, das bei beiden Teilungsweisen erreicht wird.
Fig. 17—19. Auflockerung der Caryosome zur Bildung der Merozoitenkerne.
Fig. 19. Die Caryosome haben fast ihr gesamtes Chromatin abgestoßen.
Fig. 20. Weiblicher Merozoit.
Fig. 21. Männlicher Merozoit.

Tafel XXIV.

Fig. 22—27. Erste Stadien der Schizogonie der männlichen Form. (Den weiteren Verlauf s. SIEDLECKI 1899, Fig. 14—17.)
Fig. 28. Beginn der Kernteilungen bei den noch nicht losgelösten Merozoiten.
Fig. 29 u. 30. Zweiteilung der männlichen Merozoiten.
Fig. 29. Deutliche Centriole und Centrodesmose.
Fig. 31 u. 32. Reduktionsteilung der weiblichen Form.
Fig. 33. Caryosomteilung a) bei der Reduktion, b) bei der Vermehrung.

(Aus dem Königl. Institut für Infektionskrankheiten Berlin.
Direktor: Geh. Ober-Med.-Rat Prof. Dr. Gaffky.)

Trypanosomen-Studien.

Von

Dr. F. Rosenbusch.

(Hierzu Tafel XXV—XXVII.)

Inhaltsübersicht.

Einleitung.

Seit den ersten Studien über Trypanosomen hat man durch genaue morphologische Beschreibungen versucht, die verschiedensten Trypanosomen-Erreger zu unterscheiden. Doch wurden diese Arbeiten nur an lebenden Präparaten vorgenommen oder mit derart ungenügenden Färbungsverfahren, daß ein größerer Einblick in ihre Struktur nicht gewonnen werden konnte. Einen erneuten Antrieb zu feineren Beobachtungen gab die Romanowsky'sche Färbung, indem sie vielmehr die Erkennung der cytomorphologischen Einzelheiten gestattete; erst in dieser Periode erscheinen dann eine Anzahl Arbeiten, die sich mehr nach der feineren cytologischen Seite hin entwickeln. Dieser Methodik verdanken wir unsere grundlegenden Kenntnisse aus den Arbeiten von Rabinowitsch und Kempner, Wasielewsky und Senn, Laveran und Mesnil. Auch die Fundamentalarbeit von Schaudinn an *Haemoproteus noctuae*, die uns einen Einblick in den Cyclus mit seinem Generations- und Wirtswechsel gewährte und eine Reihe cytologischer Befunde brachte, die nicht nur für die Trypanosomen, sondern für die ganze Biologie von weittragendster Bedeutung waren, ist hauptsächlich auf diesem Wege gewonnen. Prowazek hatte sodann ähnliche Vorgänge für die Rattentrypanosomen spez. in dem Zwischenwirt dieses Protozoons, der Rattenlaus, nachgewiesen.

Doch, auch wenn mit dieser bis vor kurzem ausschließlich und größtenteils auch noch jetzt (speziell für diagnostische Zwecke) angewandten Färbung solche ausgezeichneten Arbeiten zustande kamen, so mußte man die Methode als unbeständig und nicht genügend fein ansehen. Vor allem verändert das Verfahren des Antrocknens ganz sicher die äußerst empfindliche Struktur der Trypanosomen, zu welcher Erfahrung man ja in der Histologie und Cytologie schon lange gelangt war. Bei den Trypanosomen bestand bisher die Schwierigkeit, eine gut differenzierte Färbung nach einwandfreier feuchter Fixierung zu bekommen; denn selbst die Heidenhain'sche Hämatoxylinfärbung lieferte bei diesen Protozoen selten einmal ein brauchbares Präparat. Breinl gehört das Verdienst, die Technik so abgeändert zu haben, daß, immer von der feuchten Fixierung ausgehend, leicht gute Strukturbilder erhalten werden. Breinl färbt einerseits mit Safranin und Methylenblau, andererseits hat er in der Färbungstechnik eine Modifizierung der Heidenhain'schen Häma-

toxylin-Färbung eingeführt.[1]) Mit diesen neuen Methoden haben Moore und Breinl letzthin auch zusammen mit Hindle die Cytologie der Trypanosomenzelle von neuem wieder vorgenommen und besonders die Teilungsvorgänge beim Haupt- sowie Blepharoplastkern studiert.

Die Befunde und Anschauungen von Moore u. Breinl waren die Anregung zu dieser Arbeit, da sie so grundverschieden von den bis jetzt angenommenen waren. Im Gegensatz zu dem Nachweis einer mitotischen Teilung von Schaudinn, Prowazek und Bosc haben die englischen Autoren nur Amitose beobachtet; auch bestreiten sie eine Entwicklung im Überträger selbst. Nach ihnen würde der Zwischenwirt einer Impfspritze zu vergleichen sein. Doch die Nachprüfungen dieses Vorganges ergaben, daß es sich doch um eine Mitose handelt, die allerdings nicht ganz den von Schaudinn, Prowazek und Bosc beobachteten Bildern entspricht, aber doch alle Teile einer Mitose aufweist, d. h. eine Spindel mit Centrosomen und Chromosomen. Die Stadien der Äquatorialplatte und Tochterplatten wurden von Moore u. Breinl übersehen.

Eine kurze Mitteilung über diese Befunde ist schon bei der Tagung der Deutschen tropenmedizinischen Gesellschaft (Ostern 1908) in Hamburg zur Sprache gelangt, sowie bei dem referierenden Vortrag des Herrn Dr. Hartmann (1908 a) über pathogene Protozoen, bei der Tagung der mikrobiologischen Gesellschaft in Berlin (Pfingsten 1908).

Es gereicht mir zur Genugtuung, an dieser Stelle Herrn Dr. Max Hartmann meine Dankbarkeit auszusprechen, da diese Arbeit unter seiner Leitung und unter seinem Beistande zur Ausführung gelangte.

Material.

Das Material, das zur Untersuchung gelangte, waren zwei verschiedene Trypanosomenformen, die im Kondenswasser von Blutagarröhrchen nach der Aussaat von *Haemoproteus* und *Leucocytozoon*-haltigem Steinkauzblut gewachsen waren, und die wahrscheinlich zu *Haemoproteus* sowie *Leucocytozoon* gehören, ferner *Trypanosoma lewisi*, und zwar Blut- sowie Kulturformen, *Trypanosoma brucei, equinum, equiperdum.*

[1]) Berichtigung zur vorläufigen Mitteilung veröffentlicht im Beiheft 5 zum Archiv für Schiffs- u. Tropenhyg.: Fälschlicherweise wurde die Heidenhain'sche Modifikation als die Moore'sche bezeichnet, während das Verdienst der ganzen Ausarbeitung dieser Färbung Breinl gehört.

Die pathogenen Trypanosomen wurden mir gütigst von Herrn Dr. C. Schilling überlassen; ich spreche ihm hiermit meinen besten Dank aus.

Die Kulturanlage von *Athena noctuae*-Blut, das mit *Haemoproteus* und *Leucocytozoon ziemanni* behaftet war, hat wie die Novy und Mac Neal'sche Untersuchungen bei verschiedenen anderen Vogelarten schon festgestellt haben, zwei morphologisch verschiedene Trypanosomen ergeben. Es wurde Blutagar benutzt, der aus mittelmäßig starken Agarröhrchen hergestellt wurde, mit der direkten Zugabe von Blut aus der Carotis des Kaninchens; die Menge des Blutes, die in jedes Röhrchen hineingespritzt wurde, war ganz verschieden. Die Kulturen wurden bei 25° gehalten.

Technik.

Die Blutausstriche wurden nach bekannter Art gemacht, indem man mit geschliffenem Objektträger mit hinten führendem Blutstropfen über einen anderen fettfreien Objektträger streicht, so daß man eine möglichst feine und regelmäßige Schicht bekommt; der Ausstrich wird sofort in die bereitstehende Sublimatalkoholflüssigkeit gebracht. Es darf das Präparat nicht antrocknen, sondern muß feucht fixiert werden. Zum Fixieren benutzte ich Sublimatalkohol nach Schaudinn, und zwar wurde er kalt angewandt, denn es war kein Unterschied zu ersehen zwischen Präparaten, die mit unerwärmter oder auf 50° erhitzter Sublimatalkohollösung fixiert waren. Danach wurde mit 50 proz. Alkohol abgespült und in Wasser übergeführt, — den Jodalkohol konnte ich ausschließen, wenn die Fixierungsflüssigkeit keine Sublimatkristalle zeigte. Nachdem die Präparate mit Wasser abgespült sind, kommen sie in $3^1/_2$- oder 5 proz. Eisenalaun und werden wenigstens $1^1/_2$ Stunde darin gelassen.

Die Farblösung wird kurz vor dem Gebrauche hergestellt: sie besteht aus einer 1 proz. Hämatoxylinlösung in 96 proz. Alkohol (gereifte Lösung), der man so viel Tropfen einer wäßrigen gesättigten Lithionkarbonatlösung zugibt, bis die Hämatoxylinlösung weinrote Farbe bekommt. — In dieser Mischung werden die Präparate, nachdem sie gut im Wasser abgespült wurden, 5 Minuten, öfters noch weniger, gelassen, und sodann mit einer sehr verdünnten Eisenalaunlösung unter dem Mikroskop differenziert. Praktischer ist es, die mikroskopische Differenzierung so viel als möglich zu verkürzen, da es viel Zeit erspart und bessere Resultate liefert, dabei muß man die Zeit der Differenzierung der Färbungsdauer entsprechend

abmessen, dann mit gewöhnlichem Wasser abspülen und nachträglich mit dem Mikroskop (starke Vergrößerung) nachsehen, ob die Differenzierung genügend ist; ich benutzte immer das Trockenobjektiv Zeiss Apochr. 3 mm mit Kompensationsocular 8. Bei gut differenzierten Präparaten muß deutlich das Caryosom sowie Saumgeißel zu erkennen sein.

Die hier geschilderte Färbungsmethode ist viel einfacher als die von Breinl angegebene und liefert mindestens ebenso gute Resultate.

Die weitere Behandlung ist auswaschen, entwässern und in Öl oder Canadabalsam einschließen.

Es wurden auch Präparate mit Delafield'schem Hämatoxylin gefärbt, was für Kulturtrypanosomen sehr gute Bilder gibt.

Nomenklatur.

Da die Bezeichnungen der einzelnen Teile der Trypanosomenzelle bei den einzelnen Autoren sehr verschieden sind, soll hier zuerst eine kurze Erläuterung der von mir angewandten Nomenklatur vorangehen, die durch die beobachteten und hier mitgeteilten Befunde ihre eingehende Begründung finden wird.

Die Trypanosomen besitzen zwei Kerne, einen Hauptkern und einen Blepharoplastkern. Der Hauptkern besteht aus einem inneren kompakten Korn, das ich mit Schaudinn, Prowazek, Hartmann usw. Caryosom nenne. In dessen Innerem befindet sich das Centriol als ein kleines dunkler gefärbtes Körnchen, das während der Anfangsstadien der Teilung öfters gut zu erkennen ist. Das Caryosom ist umgeben von der sogenannten Kernsaftzone mit ihrem Liningerüst und Chromatinkörnchen. Diese Teile des Hauptkernes sind vom Plasma durch eine Membran getrennt, an deren Innenseite große Chromatinbrocken liegen, die den peripheren Chromatinkomplexen Schaudinn's gleich zu stellen sind.

Der Blepharoplastkern besteht aus einem kompakten, intensiv gefärbten Korn, das dem Caryosom des Hauptkernes vergleichbar ist und das man als Binnenkörper des Blepharoplastkernes bezeichnen könnte. Dieses Korn wurde bisher allein als Blepharoplast bezeichnet, doch ist es nur ein Teil des Kernes, wie es das Caryosom des Hauptkernes auch ist. Um ihn liegt gleichfalls eine helle Zone oft mit einem Liningerüst, das auch manchmal Chromatinkörnchen besitzt, eine Art feine Membran trennt diesen zweiten Kern vom Plasma. Die helle Zone ist bisher meist als

Vacuole beschrieben worden. (Eine echte Vacuole kann außer dieser hellen Zone vorhanden sein, wie wir später sehen werden).

An dieser Membran des Blepharoplastkernes befindet sich eine an der Geißelwurzel liegende Verdickung, die dem Basalkorn der anderen Flagellaten gleich ist.

Moore und Breinl bezeichnen auf Grund ihrer Beobachtungen beim Hauptkern das Caryosom als Intranuclearcentrosom, die Membran mit dem Chromatinkomplexe als Nucleus (Membran haben sie nur bei einigen *Tr. lewisi*-Teilungen beobachtet).

Die Bezeichnung als Intranuclearcentrosom ist nicht zutreffend, da das entsprechende Caryosom, wie wir sehen werden, den ganzen Teilungsapparat, Chromosomen und Centrosomen bildet, also nicht bloß Funktionen eines Centrosoms besitzt.

Die Bezeichnung des ganzen Hauptkernes als Trophonucleus, die Woodcock, Minchin gebraucht haben, ist etwas verfrüht, da wir noch viel zu wenig Kenntnisse über die Wirkungen und Beziehungen des Hauptkernes zu den vitalen Vorgängen der Zelle besitzen. Es ist diesem Kern allerdings nicht abzusprechen, daß er einen wesentlichen Einfluß auf die Ernährung der Zelle auszuüben scheint, wie wir an einigen Formen ersehen werden, andererseits aber spielt er auch bei der Befruchtung eine Rolle (v. Prowazek).

Die Schwierigkeit der Feststellung der feineren Strukturen und die verschiedenen Auffassungen vom Wesen und der Bedeutung des zweiten Kernes (Blepharoplasten) ersieht man aus der großen Anzahl von Namen, mit denen man ihn belegt hat, wie Nucleolus, Micronucleus, Geißelwurzel, Centrosom, Centrosoma extranucleare, Kinetonucleus und Blepharoplast.

Die mitotische Teilung, die ich am Blepharoplastkern beobachtete, schließt alle die Namen aus, die sich nicht mit der Auffassung von Schaudinn, Prowazek u. Hartmann und von Keysselitz (die Kernnatur des Blepharoplasten) vertragen. Bezüglich der Kernnatur verweise ich auf die Gründe, die Hartmann und Prowazek angegeben haben, und füge als letzten endgültigen Beweis der Kernnatur des Blepharoplasten die mitotische Teilung hinzu, die ich an ihm beobachtete und im folgenden genau schildere.

Die Bezeichnung Micronucleus ist allgemein verlassen worden da gar keine Homologie zwischen dem Micronucleus der Ciliaten und dem Blepharoplastkern vorliegt.

Die Bezeichnung Centrosom und Centrosoma extranucleare sind ungenügend, auch wenn man das Centrosom im

Sinne von HARTMANN u. PROWAZEK, d. h. als zweiten Kern aller Zellen anspricht und dem Blepharoplastkern der Trypanosomen homologisiert, da es sich in letzterem Falle um mehr als ein Centrosom (Metazoen) handelt.

Es bleiben die Benennungen Kinetonucleus und Blepharoplast bzw. als Blepharoplastkern, die beide zutreffend sind. Da jedoch der Name Blepharoplast allgemein eingebürgert ist, da ferner dem Kinetonucleus nicht allein Funktionen der Bewegung zukommen, sondern er auch bei der Befruchtung beteiligt ist, so ziehe ich den Namen Blepharoplast vor. Unzulässig ist nun aber die Anwendung des Namens Blepharoplast an Stelle des Basalkornes (WOODCOCK, MINCHIN), da ja der Kinetonucleus dem Blepharoplast resp. Centrosom der übrigen Zellen homolog ist, das Basalkorn dagegen den Basalkörnern resp. sekundären Centrosomalkörnern anderer Zellen (z. B. Spermien) entspricht.

Wir müssen mehr biologische Kenntnisse besitzen, bis wir imstande sind, mit einer vorteilhafteren Bezeichnung die des Blepharoplastkernes ersetzen zu können.

I. Haemoproteus.

Entgegen NOVY u. MAC NEAL bezeichne ich eine von den beiden aus Eulenblut gezüchteten Trypanosomenarten als *Haemoproteus*, denn sie entspricht morphologisch ganz den Formen, die SCHAUDINN in der Mücke beim Übergang der Blutformen nach der Ookinetenbildung in die Trypanosomenstadien nach dem Leben beobachtete. NOVY u. MC NEAL unterscheiden bei dieser Form noch zwei Trypanosomen, die sie als *Trypanosoma laverani* und *Trypanosoma mesnili* unterscheiden.

Die zweite Trypanosomenart, die in den Kulturen zur Entwicklung gelangte, gleichen morphologisch den von SCHAUDINN beschriebenen Flagellatenformen von *Leucocytozoon ziemanni;* ich werde diese Formen auch als solche betrachten. NOVY u. MC NEAL bezeichnen sie als *Trypanosoma avium.* Im Blute der infizierten Steinkäuze konnten wir nur in einer ein Trypanosoma finden und zwar ein *Leucocytozoon*-artiges, trotzdem eine große Anzahl lebender wie gefärbter Präparate untersucht wurde.

Die Zugehörigkeit dieser Kulturformen zu den Blutformen wäre zu erbringen, indem man in den Kulturen den Übergang zu den Trypanosomen beobachten könnte; ich habe eine große Anzahl von Präparaten daraufhin gefärbt und lebend untersucht von dem Augenblick der Einsaat des Blutes in die Blutagarröhrchen, — konnte aber leider, so oft ich auch neue Kulturen anlegte, den Übergang nicht beobachten. In einer Kultur, die bei 25° gehalten wurde, konnte ich in 22 Stunden schon eine kleine Trypanosomenagglomeration nachweisen, sie waren vom Typus des *Haemoproteus*. Es ist daraus zu ersehen, daß es nur in den ersten Stunden nach der Kulturanlage gelingen wird, die sichere Zusammengehörigkeit zu bekommen. Schaudinn beobachtete in den bei 26° gehaltenen Mücken in 18—24 Stunden nach dem Saugen die ersten Trypanosomen.

Herr Dr. Hartmann hat, nach mündlicher Mitteilung auch in den ersten Stunden nach der Kulturanlage einmal die Gelegenheit gehabt, Ookineten von *Haemoproteus* zu beobachten.

Nach 3—4 Tagen sind immer leicht Trypanosomen nachzuweisen und wenn *Haemoproteus* zur Entwicklung gelangt, entsteht eine starke Kahmhaut auf dem Kondenswasser, die nur aus diesen Trypanosomen gebildet ist.

Diese Trypanosomenform kam nicht immer zur Entwicklung in den geimpften Kulturröhrchen, so gingen bei einer *Athena noctuae*, die nicht sehr zahlreiche *Haemoproteus* zeigte, dagegen stärker mit *Leucocytozoon* behaftet war, von etwa 40 geimpften Röhrchen nur 5 mit *Haemoproteus*-Trypanosomen an, während alle anderen die *Leucocytozoon*-ähnlichen Formen enthielten. Dagegen kam erstere immer zur Entwicklung mit Blut einer jungen *Athena*, die sehr stark mit *Haemoproteus* infiziert war, (meistens Gameten) und nur wenige *Leucocytozoon* enthielt.

Ein endgültiger Beweis ist nur durch den Übergang von Blut in Kulturformen zu erbringen, denn die Tierimpfung ist mit zu großen Schwierigkeiten verknüpft, weil alle Tiere infiziert sind und dadurch eine sichere Entscheidung nicht möglich ist. Außerdem ist es sehr schwierig, einen eben aus dem Ei gekrochenen Steinkauz zu bekommen, um ihn von vorn herein gegen Mückenstiche zu schützen.

a) Morphologie.

Die Haemoproteustrypanosomen sind von sehr verschiedener Form, meist *Crithidia*-ähnlich, also länglich gestreckt

und abgeplattet, mit etwas stumpfem Hinterende und spitzen Vorderende, das sich in die Geißel verlängert. Die Größe dieser Formen ist sehr wechselnd, und es ist möglich, des Größenunterschieds wegen auf verschiedene Trypanosomen zu schließen. Außer größeren Waben des Plasmas und der Größe entsprechenden Kernen ist kein Unterschied zu erkennen. Das Plasma ist hell, großwabig und in den ersten Kulturen ist das Hinterende voll mit Stoffwechselprodukten in Form von Körnchen, die sich stark rot mit Giemsa färben und den Hauptkern dadurch sehr verdecken; mit Haematoxylin färben sie sich gelbgrün, auch sind einzelne dunkel gefärbt, und es ist anzunehmen, daß letztere ihren Ursprung in den Kernen haben. Vielleicht sind es Volutinkörner, wie sie SWELLENGREBEL bei Trypanosomen nachgewiesen hat. In den stetig weitergeimpften Kulturen sind die Stoffwechselkörner in nicht so großer Zahl vorhanden wie bei den ersten Kulturen.

Außer diesen *Crithidia*-ähnlichen Formen gibt es mehr runde kleine Formen, die birnförmig sind (z. B. Fig. 16, T. 1,). Sie besitzen feinwabige Struktur und dunkel gefärbtes Plasma und wenig oder keine Körner in ihrem Hinterende. Die länglichen Formen haben meist eine kurze undulierende Membran resp. Saumgeißel auf einer Seite nach dem Vorderende hin. Bei den birnförmigen und runden ist die Geißel nicht in eine undulierende Membran eingeschlossen. Auch geißellose Formen sind in älteren Kulturen häufig zu sehen. Große multiple Teilungsformen sind ziemlich häufig, sie haben meist oberflächliche Furchungen. Im hängenden Tropfen bewegen sich die Trypanosomen nur mit Hilfe der Geißel, der ganze Körper hat dabei eine pendelnde Bewegung, wobei das Hinterende ziemlich unbeweglich bleibt. Die beiden Kerne sind im Leben als leicht grünliche, stärker lichtbrechende Stellen zu sehen, der Hauptkern hat das Aussehen eines Bläschens, der Blepharoplastkern das eines kleines Kornes. In den älteren Kulturen kann man den Übergang von den *Crithidia*-ähnlichen in runde Formen bis zur Bildung von Kugeln erfüllt mit unregelmäßigen nicht differenzierten dunklen Körnchen beobachten, die aus dem Zerfall der Kerne entstehen. Ganz gleiche Erscheinungen, wie sie BOUET bei den Kulturen von *Trypanosoma rotatorium* beobachtet hat, kommen also auch hier vor.

Der Hauptkern liegt in der Mitte bis zum vorderen Drittel, der Blepharoplast vor dem Hauptkern. In den multiplen Formen ist eine sehr verschiedene Anzahl von Hauptkernen und in ihrer Nähe die zugehörenden Blepharoplastkerne. Es gibt auch Formen dabei, die nur einen Blepharoplastkern besitzen, das Plasma ist bei

diesen hauptkernlosen Formen sehr hell, ohne oder nur mit wenigen Stoffwechselprodukten. Man kann den verschiedensten Grad des Zerfalles an diesen Zellen beobachten. Auch im hängenden Tropfen sind sie zu erkennen durch ihre Trägheit oder Unbeweglichkeit und den hellen Plasmakörper. Die hauptkernlosen von Flu bei *Crithidia melophagia* als männlich bezeichneten Formen sind wohl auch als degenerierende Individuen anzusprechen.

b) Kernstruktur.

Der Hauptkern ist bläschenförmig, in dessen Zentrum liegt in verschiedener Größe das Caryosom. Die Bedeutung dieser Größenunterschiede werden wir bei der Beschreibung der Teilung ersehen.

Im Innern dieses Caryosoms konnte das Vorhandensein eines kleinen stärker gefärbten Körnchens, des Centriols ermittelt werden, entsprechend den Beobachtungen Schaudinn's.

Das Centriol ist nicht bei den intensiver gefärbten Caryosomen zu sehen, nur in den aufgelockerten großen Caryosomen. Um das Caryosom in der sog. Kernsaftzone findet man öfters einen Kranz von Chromatinkörnchen, die mit einem chromatischen Faden verbunden sind. Die Kernmembran ist scharf vom Plasma abgegrenzt und an ihrer inneren Fläche lagern die Chromatinkomplexe, die, wenn die Kernsaftzone keinen Chromatinkranz enthält, mit dem Caryosoma durch feine Fäden in Beziehung stehen.

Das Bild des Hauptkernes gleicht also dem von Schaudinn beschriebenen, nur die 8 Chromatinelemente des Caryosoms sind nicht nachzuweisen. Die peripheren Chromatinkomplexe, wie sie Schaudinn nennt, konnten in seltenen Fällen bis 8 gezählt werden, doch ist die Zahl sehr unregelmäßig. Das Caryosom zeigt sich nicht immer als ein einziges Korn, sondern manchmal als 2 oder 3 von gleicher Größe, die in der Mitte des Kernes liegen.

Die verschiedenen Bilder des Hauptkerns lassen eine Metamorphose des Chromatins erkennen (wenn der Kern sich nicht zur Teilung vorbereitet), scheinbar durchläuft die Chromatinmasse eine Migration vom Zentrum aus nach der Peripherie des Kernes, wo es nachher im Plasma in Form der Chromidien ausgeschieden wird.

Diese cyclischen Veränderungen des Chromatins entsprechen dem so deutlich bei *Entamoeba tetragena* von Hartmann (08) beobachteten Vorgang.

Der Blepharoplastkern liegt zwischen dem Hauptkern und dem Vorderende; auch er besitzt einen hellen Hof, der manchmal

ein Liningerüst erkennen läßt; dieser helle Hof wurde bisher als eine Vacuole aufgefaßt. Vom Plasma ist er durch eine öfters deutliche Membran abgegrenzt. Der innere Teil des Blepharoplastkernes hat eine bei anderen Trypanosomen nicht zu beobachtende Form, er besteht nämlich aus zwei Körpern, die durch eine hellere Spalte getrennt sind; sie liegen in der Richtung der Längsachse des Körpers (Fig. 1). Die Form der einzelnen Körner ist annähernd rund oder auch etwas größer in der Querrichtung der Längsachse der Zelle, dabei scheint das nach hinten gelegene Körnchen etwas kleiner als das vordere zu sein. Das Basalkorn ist an der Peripherie der hellen Zone gelagert und verlängert sich nach vorn in die Geißel, die nur für eine kurze Strecke in einer kurzen undulierenden Membran liegt, sie endigt stumpf. Das Basalkorn ist öfters mit dem Innenkorn des Blepharoplastkernes durch die Zentralspindel verbunden.

c) Fortpflanzung.

Obwohl zeitlich die Teilung des Hauptkernes später als die Teilung des Blepharoplastkernes geschieht, so schildere ich zuerst die des Hauptkernes, da hier mit großer Deutlichkeit der ganze Vorgang zu beobachten war.

α) Hauptkernteilung.

Wir haben schon oben an einer anderen Stelle gesagt, daß das Caryosom verschiedene Größen besitzt; anfangs ist das Caryosom auf ein kleines Korn im Zentrum des Kernes beschränkt, doch nach und nach wächst es heran, so daß die Kernsaftzone immer schmäler wird, dabei behält es seine kugelige Form. Je größer das Caryosom wird, um so mehr verliert es die Kompaktheit, färbt sich nicht so intensiv, besonders nach der Mitte hin, wo man dann das Centriol als ein dunkleres Körnchen erkennen kann. Das Chromatin der Kernsaftzone sowie die Chromatinkomplexe verschwinden, die Kernsaftzone ist nur als ein breiter Saum erkenntlich.

Dieser Vorgang der Chromatinansammlung im Caryosom ist die Vorbereitung zur Teilung. Wie wir sehen werden, entsteht der ganze Teilungsapparat aus ihm.

Zuerst teilt sich das Centriol hantelförmig, rückt an zwei entgegengesetzte Seiten des Caryosoms, das inzwischen seine Kugelform in eine länglich ovale in der Querrichtung der Zelle umgeändert hat. Dabei bleiben während längerer Zeit die Tochtercentriole

mit einem feinen Faden verbunden (Zentralspindel, Centrodesmose). (Fig. 9, 10, 11.)

Das nun aufgelockerte Chromatin des Caryosoms gestattet, die Centriole, die nach den stumpfen Polen rücken, zu sehen. Es folgt dann die Umänderung in scharf zugespitzte Pole, bis dadurch das Caryosom eine richtige Spindelform erhält, an der man aber garkeine Struktur erkennen kann, auch keine Centriole mehr; sie ist gleichmäßig diffus gefärbt (Fig. 12 und 13). Erst nachträglich differenzieren sich nun die Chromosomen, die eine Äquatorialplatte bilden (Fig. 14, 15, 16), und die kleinen Polklappen, in die die Centriole eingeschlossen sind. Deutlich sind die achromatischen Fasern der Spindel in diesem und dem nächsten Stadium zu erkennen, auch war es möglich, einzelne Chromosomen zu erkennen, doch konnte die Zahl nicht festgestellt werden, da sie immerhin sehr miteinander verbacken sind. Nach der Spaltung der Äquatorialplatte entstehen die Tochterplatten, welche nach den Polen sich verschieben, die Chromosome verschmelzen von neuem zu einer einheitlichen Masse mit den Polkörpern, in denen die Tochtercentriole liegen (Fig. 17). Der achromatische Apparat kollabiert scheinbar, dabei imprägniert auch er sich mit Chromatin, so daß das Bild einer hantelförmigen Teilung eines gleichmäßig gefärbten Caryosoms entsteht (Fig. 18, 19, 20). Dieses Bild gewährt den Eindruck einer scheinbaren Amitose, sei es, daß man es als eine einfache hantelförmige Durchschnürung annimmt oder auch die Kernmembran und Kernsaftzone mit in Betracht zieht und das hantelförmige Caryosom als eine Art Centrosom ansieht, das die äußeren Teile des Kernes gewissermaßen zerstemmt.

Die Kernmembran hat sich während der Teilung wenig verändert, nur eine leichte Streckung in der Richtung der Spindel und ein Vermindern oder Verlust der Chromatinkomplexe sind zu beobachten. Doch nach der Rückbildung der Spindel kommt es nur zur Einschnürung in der Gegend, wo die Äquatorialplatte gelegen hat. So nimmt die Membran und Kernsaftzone auch eine hantelförmige Gestalt an, es kommt mehr und mehr zur Verdünnung der Verbindung zwischen den Tochterkernen bis zur vollständigen Durchtrennung. Während des ganzen Teilungsprozesses bleibt die Membran immer vom Caryosom oder Spindel durch eine schmale Kernsaftzone getrennt. Diese letzten Teilungsstadien hatten Moore und Breinl als die ersten bei der Teilung angesehen und so den ganzen Vorgang irrtümlich als Amitose angesehen.

β) Blepharoplastkernteilung.

Wie es schon oben beschrieben wurde, besteht das Innenkorn des Blepharoplasten bei *Haemoproteus* aus zwei Körnern, die eventuell als eine Vorteilung für die Blepharoplastteilung aufgefaßt werden können, auf welche Möglichkeit mich Herr Dr. v. Prowazek aufmerksam machte, und etwa der von Bonnevie beschriebenen frühzeitigen Spaltung der Chromosomen für die in der nächsten Teilung vorkommende Chromosomenteilung an die Seite zu stellen ist.

Die Teilung beginnt mit der Vergrößerung und Verschmelzung dieser beiden Körper, nachträglich verlängern sie sich und bilden einen ovalen, dann spindelförmigen Körper.

Es entsteht hierauf aus dem Blepharoplast-Innenkorn eine komplette Spindel mit Centrosomen und Äquatorialplatte (Fig. 5—8). Die alte Geißel steht dabei oft direkt mit dem vorderen Centrosom in Verbindung (Fig. 5, 7 u. 8); vermutlich handelt es sich dabei nur um eine Anlagerung des Basalkornes an den Spindelpol. Die Äquatorialplatte teilt sich dann in 2 Tochterplatten (Fig. 7 u. 8), die hierauf mit den Centrosomen zu den Tochterblepharoplasten verschmelzen. In diesem Stadium dreht sich die Teilungsfigur um 90° (Fig. 10 u. 12). Die Tochterblepharoplaste stehen anfangs noch durch eine breite achromatische, faserige Brücke in Verbindung (Fig. 20). Bei den abgekugelten Formen wird dieselbe zu einem feinen Faden ausgezogen (Fig. 18 u. 19), während sie sich gewöhnlich sofort durchschnürt (Fig. 12). Der eine Tochterblepharoplast steht durch eine Fibrille mit dem alten Basalkorn und der alten Geißel in Verbindung (Fig. 12), der andere bildet durch heteropole Teilung ein neues Basalkorn (Fig. 12) und von diesem aus wird dann die neue Geißel gebildet. Die Tochterblepharoplaste (resp. die geteilten Binnenkörper) liegen anfangs noch in der ursprünglichen Kernzone (Fig. 12) oft sogar ganz dicht beieinander (Fig. 15). Da hierbei schon wieder die Zweiteilung in der Längsachse auftreten kann, kommen Bilder zur Beobachtung, wo 4 Binnenkörper tetradenartig scheinbar in einem Kern liegen (Fig. 15).

Die genaue Entstehung der Geißel konnte bei anderen Arten besser erkannt werden und wird daher erst später geschildert werden.

γ) Zellteilung.

Sobald der Blepharoplastkern sich geteilt hat und die neue Geißel sich bildet, beginnt die Teilung des Hauptkernes in der oben beschriebenen Weise, der Körper der Zelle bekommt eine oberfläch-

liche Furche und nach der Trennung der auseinanderliegenden Blepharoplastkerne, spaltet sich die Zelle von dem vorderen nach dem hinteren Ende, es entstehen so zwei gleiche Tochterindividuen. In den runden Formen drehen sich nach der Teilung des Blepharoplastkernes und Bildung der Geißel beide Blepharoplaste um 90° und rücken auseinander, dabei bleiben sie mit einem achromatischen Band verbunden, das sich vom hinteren Korn von einem Tochterblepharoplastkern zum anderen hinzieht. Dieses Band wird immer feiner, bis es zur vollständigen Durchtrennung kommt (Fig. 18, 19, 20), doch verlagern sich die Blepharoplastkerne dermaßen, daß sie in der Nähe der Pole der Spindel des Hauptkernes zu liegen kommen.

Die Zellteilung kann manchmal sehr anormal verlaufen, so findet man Zellen mit nur einem Hauptkern, der nur ein kleines Caryosom besitzt, also zur Teilung noch nicht reif ist, während das vordere Ende der Zelle mit dem betreffenden Blepharoplastkerne gespalten ist. So kommt die Entstehung von den hauptkernlosen Formen zustande, die man häufig und schon in ganz frischen Kulturen zu sehen bekommt (Fig. 21).

Andererseits bemerkt man Zellteilungen, in denen die Tochterhauptkerne in einer Zelle verweilen, während die andere Zelle nur den Blepharoplastkern besitzt. Dieses würde manche Formen erklären, die mit einem einfachen Blepharoplastkern und einem gut erhaltenen Hauptkern noch ein zweites hauptkernähnliches Gebilde nahe dem Hinterende besitzen, mit Aufquellung der Chromatinmassen. (Häufig in dem alten Kulturstamm.)

Hier muß man annehmen, daß nicht einer von den beiden Kernen (Haupt- oder Blepharoplastkern) allein die individuelle Autonomie der Zelle vorstellt und, daß beide zusammenwirken müssen, um diese Trypanosomen zu erhalten.

II. Leucocytozoon ziemanni.

Die als *Leucocytozoon* bezeichneten Formen kommen in allen Röhrchen zur Entwicklung, dabei aber nicht eine Kahmhaut bildend, sondern sie wachsen in der Tiefe des Kondenswassers. Sie sind spärlich, auch sind sie nicht lange weiter züchtbar.



a) Zellformen.

Es sind lange feine Trypanosomen, die den *Trypanosoma lewisi* (Blutformen, gewöhnlicher Typus) ähnlich sehen, haben einen sehr schmalen Körper mit einem spitzverlaufenden Hinterende. Der Blepharoplastkern liegt im hinteren Drittel, der Hauptkern in der Mitte bis vorderem Drittel. Die undulierende Membran ist schmal, die Saumgeißel wenig gewunden.

In den ganz jungen Kulturen sieht man auch ganz feine Formen, in welchen der Hauptkern, wie bei Spirochäten im Körper verteilt ist (Fig. 22), in manchen ist überhaupt kein Hauptkern zu erkennen. Im hängenden Tropfen konnte auch ihre starke Beweglichkeit beobachtet werden, dabei waren ganz feine Formen, die noch mit dem Hinterende zusammenhingen (Doppelformen, Fig. 22) und vollkommen flexibel waren. Ihre Beweglichkeit ist der der Spirochäten zu vergleichen, aber nur in den ganz feinen Formen. Im Gegensatz hierzu ist in den älteren Kulturen, wo breitere Trypanosomenformen zu sehen sind, die ein starres Hinterende haben, die Bewegung gleich einer Peitsche, in der das starre Ende als der Stiel und das bewegliche vom Blepharoplastkern bis zur Geißelspitze reichende Teil als die Peitschenschnur aufzufassen sind; dabei ist die Bewegung knickend und immer stärker auf einer Seite als auf der anderen (Fig. 23, 24).

Die spirochätenähnlichen Formen verändern bald ihre Form, sie runden sich ab (Fig. 24—29). Zuerst rückt der Blepharoplastkern nach vorn, das Hinterende wird feiner und ganz starr. Der Teil des Körpers, der auf der Höhe des Hauptkernes liegt, wird breiter und erhält eine kugelige Gestalt. Der Blepharoplastkern liegt an der Grenze zwischen dem spitzen starren Hinterende und der Verdickung des Körpers. In gefärbten Präparaten ist der starre Teil hell, während der Körper sich dunkler färbt (Fig. 25 u. 26). Da der Blepharoplastkern ganz in die Nähe des Hauptkerns zu liegen kommt, wird die Saumgeißel viel zu lang, muß daher einen gewundenen Verlauf bekommen (Fig. 27). Dieser Vorgang ist so zu erklären, daß das flüssigere Plasma vom Hinterende nach vorn fließt und um den Hauptkern sich sammelt; es bleibt also nur als Gerüst des Hinterendes die Periplasthülle zurück. Die elastische Natur des Periplastes ergibt sich aus den Beobachtungen von Prowazek, welche zeigten, daß nach dem Ausfließen des Protoplasmas bei absterbenden Protozoen, die durch geringen Säureeinfluß zur Abkugelung gebracht waren, die Periplasthülle wieder ihre ursprüngliche Form erlangt eben infolge ihrer elastischen Beschaffenheit.

Die verschieden intensive Färbung des Körpers ist bedingt durch das Fehlen oder durch die Anhäufung der färbbaren Substanz.

Ebenso wie sich das Plasma vom hinteren Ende zurückzieht, geschieht es später am vorderen Ende, mit dem Unterschiede, daß bei diesem Teil der Periplast nicht als Skelett zurückbleibt, sondern allmählich sich abplattet, bis er, ganz abgerundet, mit der Verdickung des Körpers verschmilzt. Das starre Hinterende wird abgestreift und der Blepharoplastkern nähert sich dem vorderen Ende, d. h. bis zur Geißelaustrittstelle. Die Saumgeißel war zu Beginn von einem sehr gewundenen Verlauf auf der Oberfläche der Kugel, wird aber allmählich frei (Fig. 28). Wir haben also eine runde Form mit zwei Kernen und Geißel. Die Geißel verliert sich zuletzt und es entstehen gänzliche Ruheformen mit Haupt- und Blepharoplastkern (Fig. 29).

Diese Abrundung der Trypanosomen ist der von Bouet beschriebenen Kultur bei *Trypanosoma rotatorium* ähnlich, nur daß es sich bei dem *Leucocytozoon* um die Umwandlung eines spirochätenfeinen *Trypanosoma* handelt, während Bouet die Umwandlung von *Crithidia*-ähnlichen Formen beobachtet hat. Gleiche Erscheinungen habe ich bei *Haemoproteus*-Kultur beobachten können, wenn auch nicht so vollständig.

Es ist anzunehmen, daß diese Erscheinungen durch eine Veränderung des Nährbodens hervorgerufen werden, denn mit einer frühzeitigen Überimpfung bekommt man eine aktive Vermehrung der spirochätenähnlichen Formen.

In älteren Kulturen zeigen die Ruheformen einen Zerfall des Haupt- und Blepharoplastkernes; das sind sicher Degenerationserscheinungen, aber ob die Abrundung auch als Degeneration anzusehen wäre, ist nicht mit Sicherheit zu beurteilen, denn es sind gerade diese Formen, die am meisten Teilungen zeigen und sonst garkeinen erkennbaren degenerativen Zustand aufweisen.

Solche abgerundeten Formen wurden ja in den Fliegen usw. schon öfters beobachtet, so dachte Gray, daß die Geißel den Körper umwickelt und so eine Encystierung oder eine geißelfreie Form vortäuscht. Koch, Stuhlmann und Robertson nehmen es als ein Cyclusstadium an und glauben, daß aus diesen die feinen Formen entstehen. Minchin ist geneigt, dieselbe als temporäre Ruhephase der feinen Formen anzusehen. Ich möchte keinen Vergleich anstellen zwischen den beobachteten Formen aus der Kultur und denen aus der Fliege, da hier die Verhältnisse ja sehr verschieden sind,

doch wäre es interessant, auch in dieser Richtung hin die Trypanosomenveränderung in der Fliege zu untersuchen.

b) Kernstruktur.

Der Blepharoplastkern hat ein einfaches rundes Körnchen, also nicht länglich wie bei *Tr. lewisi* und zeigt auch nicht wie bei *Haemoproteus* zwei Körnchen. Um ihn liegt die helle Zone, die Membran ist nicht sehr deutlich.

Der Hauptkern ist in den spirochätenartigen Formen in einzelne Körnchen verteilt, länglich oval in den breiteren Trypanosomen und rund bläschenförmig in denen, wo eine Verdickung des Körpers zn sehen ist. Seine Struktur ist gleich dem Hauptkern von *Haemoproteus.* Die Teilung vollzieht sich auch am Caryosom; leider konnte ich, da die Leucocytozoontrypanosomen sehr spärlich wachsen, nicht alle Teilungsstadien verfolgen, doch scheinen sie sehr der Teilung der Haemoproteustrypanosomen zu gleichen (Fig. 23, 27 u. 29).

III. Trypanosoma lewisi.

a) Multiple Form.

Bei der akuten Infektion finden wir verschiedene Formen: feine, kleine, große, breite, mit dunklem und hellem Plasma usw.; die Lage des Haupt- zum Blepharoplastkern ist sehr verschieden, so kann er vor oder auf gleicher Höhe oder hinter ihm liegen. Am häufigsten sind die multiplen Teilungsformen, in denen die Zellteilung nicht zustande gekommen ist.

(Näheres über Morphologie siehe die Arbeiten von Martini, Kempner, Rabinowitsch, Wasielewski und Senn, Laveran und Mesnil.)

In den breiten, plasmareichen, dunkel gefärbten Formen ist der Hauptkern sehr groß, bläschenförmig, mit einem sehr großen kompakten und runden Caryosom, die Kernmembran ist gut vom Plasma abgehoben, hat keine oder nur sehr kleine Chromatinkomplexe.

Die Kernsaftzone ist schmal und enthält keine nachweisbaren Chromatinkörner. Der Blepharoplastkern ist länglich stäbchenförmig quergestellt, die helle Zone ist breit, achromatische Fasern verbinden

ihn mit der Geißelwurzel, d. h. dem Basalkorn. Die Geißel ist stark und liegt in einer schmalen undulierenden Membran. Diese breiten, plasmareichen Formen treten meistens in den ersten Tagen der Infektion auf. Oft färbt sich eine Anzahl Körnchen, die in der Gegend des Blepharoplastkernes liegen, speziell nach dem Hinterende; doch auch um den Hauptkern sind solche Körner gelagert. Letztere erstrecken sich dabei nach dem Vorderende in Form eines Rosenkranzes. Die Färbung ist nicht gleich stark für alle Körnchen; einige der größeren sind in eine helle Zone eingeschlossen und färben sich so intensiv wie der Blepharoplastkern oder Caryosom; doch diese Körner zersplittern und quellen auf, verlieren die Fähigkeit sich intensiv zu färben und verteilen sich staubförmig im Plasma in der Mehrzahl nach dem hinteren Ende des Körpers; dabei zeigen sie die verschiedensten Farbentöne von annähernd dem des Blepharoplasten oder Caryosoms bis zu der gleichen Farbe des Plasmas (Fig. 30 u. 31).

Diese chromatischen Massen entstehen aus den beiden Kernen. doch daß die dabei auftretenden Bilder etwa als eine Art Autogamie (Parthenogenese) zwischen dem Hauptkern und Blepharoplasten als differenzierte Gametenkerne gedeutet werden können, wie es Moore u. Breinl annehmen, dazu liegt kein Anhalt vor. Der Hauptkern zeigte in den Trypanosomen, die ich gesehen habe, keine Erscheinungen, die man als Aufnahme von Chromatinmasse deuten könnte. Auch der Zerfall in kleine Teilchen sowie die Färbungsfähigkeit und der Verlust der scharfen Abgrenzung von seiten des Plasmas weist mehr auf degenerative Vorgänge dieser Körnchen hin, deren Bedeutung noch nicht klar ist und die Swellengrebel als aus Volutin bestehend nachgewiesen hat. Vorerst wollen wir sie als Chromidien bezeichnen. Die multinuclearen Trypanosomen entstehen aus diesen breiten mit dunklem Plasma und einem großen runden Hauptkern, sowie mit großem Blepharoplastkern ausgerüsteten Formen. Es kommen nämlich solche Formen vor, in denen ein neuer Blepharoplastkern sich schon gebildet hat, wobei die neue Geißel nicht etwa parallel der primitiven Geißel sich bildet und in eine undulierende Membran eingeschlossen wird, wie es bei der Zweiteilung der Fall ist, sondern sie wird gleich nach dem Austritt aus dem Basalkorn frei und tritt seitlich aus dem Trypanosomenkörper heraus, die Zellteilung vollzieht sich nicht (Fig. 32 u. 33). Prowazek konnte experimentell nachweisen, daß die Kern- und Zellteilungsvorgänge zwei voneinander unabhängige Prozesse sind, ähnlich wie es bei der *Amoeba diploidea* vorkommt (Hartmann, Nägler). An

sich bildenden multinuclearen Formen sieht man noch auf einer Seite des noch etwas langgestreckten Trypanosomenkörpers die alte Geißel. Diese Saumgeißel ist in eine dünne und sehr breit ausgezogene undulierende Membran noch eingeschlossen, nachträglich durchtrennt sich diese Membran und die Geißel wird frei, dabei sieht man auf anderen Stellen des Körpers schon einige neuentstandene freie, feine Geißeln, die schon anfangs frei aus dem Körper austreten. Die primitive Geißel wird, wie es scheint, danach abgestreift. Die Zahl der Hauptkerne ist ganz der Zahl der Blepharoplastkerne entsprechend — nur haben diese letzteren meist schon die Anlage zum zweiten Blepharoplastkern, daher ihre längliche Gestalt. Die schnell nacheinander folgenden Teilungen der Kerne, zwischen denen es nicht zur Neubildung der Chromatinmassen kommt, verursachte immer mehr eine Verkleinerung der Kerne, die alle in diesen multinuclearen Formen eine gleiche Größe besitzen. Zuletzt kommt es zur Spaltung in kleine Trypanosomen, in denen der Blepharoplastkern vor dem Hauptkern liegt. Nach und nach rückt der Blepharoplastkern zu dem hinteren Ende der Zelle.

b) Gewöhnliche Formen.

Sobald die Infektion chronisch ist, finden wir nicht mehr die multiplen Formen, sondern nur schlanke feine Trypanosomen, deren Hinterende spitz zuläuft mit einem feinen wabigen Plasma. Der Hauptkern liegt im vorderen Drittel, ist länglich oval, also nicht rund, wie es bei den breiten Formen der akuten Infektion ist, scharf vom Plasma durch eine Membran abgegrenzt, besitzt in der Mitte ein meist kleines Carysom, das äußerst selten der Größe derjenigen bei der akuten Infektion sich nähert, sondern meist nur als ein kleines Körnchen in ein feines Liningerüst, welches von der Kernmembran ausgeht, eingebettet ist. Diese letzte Zone, die sog. Kernsaftzone ist sehr breit bei dieser Form im Gegensatz zu den breiten Formen bei der akuten Infektion. Der Unterschied in der Struktur von den gewöhnlichen Formen bei der chronischen Infektion und den schon beschriebenen breiten Formen der akuten Infektion liegt nur in den schnell folgenden Teilungen bei den letzteren und darin, daß das ganze Chromatin im Caryosom aufgespeichert ist, nicht so in der ersteren Art, wo die Vermehrung langsam zustande kommt, deshalb sind die häufigsten Trypanosomen, die man beobachten kann, nicht zur Teilung vorbereitet, besitzen also ein kleines Caryosom und eine breite Kernsaftzone, in welcher man schön die Chromatinkomplexe erkennen kann (Fig. 36 u. 37).

Der Blepharoplastkern kann in einzelnen Individuen schön vom Plasma abgegrenzt sich zeigen, wir sehen dann eine breite helle Zone mit einem Liningerüst, sodann den Innenkern, der, wie bekannt, meist länglich stäbchenförmig und etwas schief gelagert ist. Die Geißel beginnt an der Peripherie der hellen Zone mit einer kleinen Verdickung, dem Basalkorn, das mit dem Blepharoplastinnenkorn durch Fasern verbunden ist. Die Saumgeißel geht gerade oder sehr wenig gewunden am Körper entlang und ist in einer schmalen undulierenden Membran eingeschlossen; am vorderen Ende wird sie frei und endigt oft in eine knopfförmige Verdickung. Teilungsstadien sind selten zu treffen.

Vergleichen wir hier die Giemsa- mit den Hämatoxylinpräparaten, so ersieht man, welch falsche Bilder die Methode der Trockenfixierung bei der Giemsa-Färbung entstehen läßt. Moore und Breinl haben in allen ihren Arbeiten schon darauf hingewiesen, auch Hartmann hat immer diese Färbung als ungenügend bezeichnet. Leider wird sie trotz der Veröffentlichung der ersten Arbeit von Moore u. Breinl mit Angaben der neuen Methoden zu cytologischen Studien noch angewandt.

In dem Giemsa- oder Romanowski-Präparate zeigt der Hauptkern öfters in der Mitte ein rotviolettes Korn, umgeben von einer roten homogenen oder etwas gekörnten Masse, öfters ist das rotviolette Korn (Caryosom) verdeckt durch die rotgefärbte Substanz; bei *Trypanosoma brucei* ist selten das Caryosom zu erkennen. Öfters ist ein rotviolettes Korn oder Körner an der Peripherie oder an verschiedenen Stellen des Hauptkerns gelagert, die man dann event. als geteilte Caryosome ansprechen könnte. An der Peripherie des Kernes lagert ein Kranz von Chromatinbrocken, die als Chromosomen bezeichnet wurden. Bei der Hämatoxylinfärbung mit vorhergehender feuchter Fixierung ist das Bild — wie schon beschrieben — viel einheitlicher, nämlich das Caryosom liegt im Zentrum, ist von einer hellen Zone umgeben, in der man ein feines Gerüst deutlich sehen kann. An der Innenfläche der Membran sind die von Schaudinn genannten Chromatinkomplexe als kleine Körnchen zu sehen, es sind dies die Gebilde, welche bei Giemsa-Färbung die sog. Chromosomen vorstellen. Daß dieselben keine Chromosomen sind, wird aus der Beschreibung der Kernteilung zu ersehen sein.

c) Kulturstadien.

Die Einsaat in Blutagarröhrchen mit *Tr. lewisi* infiziertem Rattenblut verursacht bald einen morphologischen Wechsel, den man

genau verfolgen kann. Schon am 2. Tage ist ein großer Unterschied wahrzunehmen. Die Vorgänge sind den bei *Leucocytozoon* beschriebenen Abrundungen ähnlich. Der Körper bleibt nicht so schlank, das spitze Ende stumpft bald ab. Der Hauptkern, der länglich oval war, wird rund, bläschenförmig, er rückt zusammen mit dem flüssigen Plasma nach dem Hinterende zu. Die Periplasthülle am vorderen Ende fällt zusammen und bildet eine Art Mantel der Geißel; dieser Mantel wird immer schmäler und legt sich ganz an die Geißel an. Der Haupt- sowie Blepharoplastkern nähern sich einander, oder der Blepharoplastkern geht noch bis vor den Hauptkern weiter, es kommt zur Bildung der *Crithidia*-ähnlichen Formen. Das spitze hintere Ende wurde durch die Ansammlung des Plasmas abgerundet oder abgestumpft (Fig. 38—42). Viele von denen, die noch nicht *Chrithidia*-ähnliche Formen erlangt haben, degenerieren.

In den älteren Kulturen, in denen eine starke Vermehrung und Bildung eines weißlich grauen Häutchens auf der Oberfläche des Kondenswassers zustande kam, beobachtet man sehr verschiedene Formen.

Die Trypanosomen dieser Kahmhaut sind birnförmig, nicht abgeflacht, sie liegen in einer Schicht aneinander, ähnlich den Culexeiern, das Vorderende bei allen nach einer Seite gerichtet; ich konnte aber nicht herausfinden, ob dabei das Geißelende oder das Hinterende nach der Oberfläche des Kondenswassers gerichtet war. Der Kern liegt in der Mitte, er ist groß, rund, mit scharf abgegrenzter Membran. Das Caryosom weist verschiedene Größen auf, und in der hellen Zone um das Caryosom findet sich ein kleines retikuläres Maschenwerk, an der inneren Seite der Membran Chromatinkörnchen.

Der Blepharoplastkern liegt kurz vor dem Hauptkern, quer zur Längsachse der Zelle in die Länge gestreckt. Die Geißel ist in eine kurze Periplastausstülpung eingeschlossen und erscheint meist als ein dunkles Band, das seitlich von zwei dunkleren Randfaden (Geißeln) begrenzt wird, es sind dies die schon geteilten Blepharoplastkerne und jeder mit seiner Geißel. In einzelnen dieser Birnformen wird die Geißel frei, in anderen dagegen, und das sind die meisten, reicht die Geißel nur bis zum Vorderende der Zelle und dieses zeigt sich umgeklappt (Fig. 46).

Außer dieser häufigen Form sind noch ganz verschiedene zu sehen. Im Kondenswasser z. B. sind *Crithidia*-ähnliche (Fig. 43), sodann andere, in denen der Hauptkern in einer Verdickung des Hinterendes sitzt, während das Vorderende zu einem verschmälerten

Teil des Körpers ausgezogen ist (Fig. 44). Andere sind den Blutformen ähnlich, der Blepharoplastkern liegt dem Hinterende näher, besitzt also eine über die ganze Zelle verlaufende undulierende Membran, das Hinterende ist stumpf (Fig. 45). Der Kern ist bei allen Formen deutlich zu sehen.

Der Blepharoplastkern ist ein etwas länglich ovaler oder runder Kern, meist mit einer hellen Zone umgeben, in manchen Zellen ist seine Kernstruktur deutlich erkennbar, mit Membran, heller Zone, die ein Gerüst enthält, und doppeltem Innenkorn (Anlage zum nächsten Blepharoplastkern). Fig. 46 zeigt diese Struktur, dabei handelt es sich um eine Vorbereitung zur Teilung. Sehr kleine runde Formen findet man auch in den Kulturen, deren Durchmesser 2 μ nicht überschreiten, während die mittlere Größe der anderen Trypanosomen 16 μ beträgt. Diese kleinen Trypanosomen waren kugelig und besaßen alle ein sehr deutliches und relativ großes Caryosom; der Blepharoplastkern konnte nur in einzelnen erkannt werden, Geißeln ebenfalls (Fig. 47).

Agglomeration tritt, wie es ja schon lange bekannt ist, in jeder Trypanosomenkultur auf, sie wird aber verschiedentlich aufgefaßt. Während einige Autoren eine Degeneration darin erblicken, wird sie von anderen als eine Folge der Teilungen angesehen, ohne daß die einzelnen Individuen sich gänzlich trennen; wieder andere hingegen nehmen beide Ursachen an. Merkwürdig ist die Beobachtung bei den *Tr. lewisi*-Kulturen, wo die Agglomerationsrosetten immer mit gleichförmigen und gleich großen Trypanosomen zustande kommen; so findet man Rosetten, die nur aus den feinen langen *Crithidia*-ähnlichen Formen mit langer Geißel gebildet sind, andere hingegen mit der birnförmigen Art mit kurzer Geißel. Es wäre erklärlich, daß diese aus der Teilung einer Zelle entstanden sind und mit der freien Geißel sich verklebt haben.

Auch hauptkernlose Formen sind zu beobachten. Die Abrundung findet auch hier wie in der *Halteridium*- und *Trypanosoma rotatorium*-Kultur (Bouet) statt, doch viel langsamer, da ja auch hier die Vermehrung nicht so rasch wie bei *Halteridium* geschieht.

d) Kernteilung.

Die Teilung des Blepharoplastkernes ist selten zu beobachten, dabei auch schwerer zu analysieren zum Teil wegen seiner Kleinheit, zum Teil wegen der Kompaktheit der Chromatinmasse, die wenig Unterschied in ihrer Struktur erkennen läßt. Außerdem muß

der ganze Vorgang sich sehr schnell vollziehen, denn sie sind nicht häufig zu sehen. — Bei den Kulturformen entstehen andere Schwierigkeiten, erstens weil die Blepharoplaste nicht auseinander rücken, wie es bei den Bluttrypanosomen der Fall ist, zweitens weil die Teilungsspindel bei den runden und birnförmigen Kulturtrypanosomen flach ist. Dabei sehen die flachen Seiten der Spindel nach den Enden der Zelle, seitliche Beobachtungen lassen nur einen schmalen, leicht spindelförmigen verlängerten Blepharoplastkern erkennen, der sich verlängert und in der Mitte breiter als an seinen Polen wird. Dagegen von dem hinteren Ende der Zelle aus beobachtet, sieht man den Blepharoplast vor dem Hauptkerne liegen und eine breite Spindelfigur bilden. Von dieser Seite ist es leichter, auch seine Kernstruktur zu erkennen. Wie gesagt, läßt die seitliche Betrachtung des Blepharoplastkernes wenig von der Teilung erkennen, wenigstens bei den Kulturtrypanosomen (birnförmige Kulturtrypanosomen). Wir sehen außer einer Verlängerung nur eine leichte Verbreiterung in der Mitte und eine weniger intensive Farbenaufnahme. Dagegen wird ein kompliziertes Bild bei Betrachtung von der unteren Fläche wahrgenommen; nämlich der Innenkörper wird, von unten gesehen, breiter und länger, verliert seine intensive Färbung, die er während der Ruhe besaß, nimmt eine diffuse graue Farbe an. Dieser diffuse Kern wird länglich und geht in die Spindelform über (Fig. 48 u. 49). Leider konnte ich noch nicht die Bildung der Äquatorialplatte beobachten (bei den Kulturtrypanosomen). Ein späteres Stadium der Teilung, in der voraussichtlich die Chromosomen der Tochterplatten wieder verschmelzen und die zwei neuen Blepharoplastkerne noch mit einem achromatischen Band verbunden sind, kommt häufiger zur Beobachtung (Fig. 50). Während es in der beschriebenen Art bei den Kulturformen zustande kommt, ist ein kleiner Lageunterschied bei den beobachteten Blutformen zu bemerken, nämlich das Blepharoplastinnenkorn vergrößert sich in der Längsrichtung des Körpers, aber nicht stäbchenförmig, sondern es bildet eine Spindel. An einem Trypanosom von einer frischen Infektion konnte man deutlich die Äquatorialplatte wahrnehmen, auch besaß diese Spindel keine Polkörper; einzelne Chromosomen konnten zwar nicht erkannt werden, doch hatte die Platte das Aussehen einer etwas gezackten dicken Linie (Fig. 34). Danach kommt die Trennung in Tochterplatten und die Ansammlung des ganzen Chromatins in zwei Körper, die noch mit der Zentralspindel in Verbindung bleiben. Dieses letzte Stadium haben letzthin Moore, Breinl und Hindle auch bei *Tr. lewisi* gefunden.

Ganz wie bei *Halteridium* und *Leucocytozoon* wächst als Vorstadium der Hauptkernteilung das Caryosom stark an, und beherbergt das ganze Chromatin in sich. Im Anfang hat es eine dunkle Farbe wegen der Kompaktheit, doch diese sowie die Intensität der Färbung vermindert sich, je größer das Caryosom wird, besonders nach der Mitte des Caryosoms hin. Bei großen Kulturtrypanosomen konnte die Teilung des Centriols deutlich nachgewiesen werden. In den Kulturtrypanosomen sowie in den breiten Blutformen ist das Caryosom zuerst kugelrund; sobald es eine beträchtliche Größe erlangt hat, ändert sich seine Form in eine länglich ovale, dann werden die beiden Pole immer mehr zugespitzt (Fig. 50—52). Die Centriole liegen in den Polen der Spindel (Fig. 50). In den runden Kulturformen rücken in diesem Teilungsstadium die bis dahin zusammengebliebenen Blepharoplastkerne auseinander und bleiben in der Höhe der Pole, so daß sie öfter diesen Teil verdecken. Die Blepharoplastkerne bleiben im Anfange noch mit Fasern verbunden. Das Caryosom wird dann zur diffusen Spindel mit spitzen Polen; es liegt immer noch in einer hellen Zone, die äußerlich von der Kernmembran umgeben ist. Bei den feinen Bluttrypanosomen, welche einen länglich geformten Hauptkern mit Caryosom besitzen, wächst es in gleicher Weise, wie oben beschrieben, die Pole spitzen sich auch scharf zu und bedingen die Spindelform.

Wie bei *Halteridium* bildet sich in der üblichen Weise die Äquatorialplatte, bei der man an der Peripherie einzelne Chromosomen erkennen kann, auch zwei kleine Polkörper treten auf (Fig. 53), danach entstehen die Tochterplatten (Fig. 35), welche nach den Polen weichen und dort zu der Bildung des neuen Caryosoms verschmelzen. Der achromatische Apparat verliert sich bis auf den Zentralfaden. Die Kernmembran folgt den oberflächlichen Änderungen der Spindel, das Chromatin verbackt sich und infiltriert auch den Zentralfaden; wir bekommen dabei das sehr häufig zu sehende Bild der hantelförmigen Caryosome (Fig. 54). Die Membran trennt sich zuerst durch und die beiden Kerne bleiben mit einem feinen Faden noch verbunden; auch diese letzte Verbindung der Tochterkerne trennt sich zuletzt durch.

Die neu gebildeten Caryosome verbacken stark und nehmen das Zentrum der Tochterkerne ein. Die oberflächliche Furchung der Zelle tritt ein, und sie spaltet sich vom vorderen Ende beginnend in zwei ganz gleiche Trypanosomen.

IV. Trypanosoma equinum, brucei und equiperdum.

Ich werde nicht einzeln auf diese verschiedenen Trypanosomenarten eingehen, da ich nicht Gelegenheit hatte, jede Einzelheit bei jedem dieser Trypanosomen wahrzunehmen. Daher konnte auch nicht ein eingehendes vergleichendes Studium durchgeführt werden, um event. ähnliche Unterschiede in den cytologischen Verhältnissen dieser Trypanosomen wahrzunehmen, wie es bei den verschiedenen *Limax*-Amöben nach den gleichzeitig im Institut ausgeführten Untersuchungen von Herrn Dr. Nägler der Fall ist. Ein praktischer Wert, derartige Unterschiede festzustellen, lag nicht vor, da auffallende und schnell zu beobachtende Verschiedenheiten nicht vorhanden sind, kleine Unterschiede dagegen zu schwer zu beobachten sind, wegen der Kleinheit der Kerne.

Die Ausstriche wurden zu verschiedener Zeit der Infektion von Mäusen und Ratten gemacht. Die Formen, die am häufigsten dabei vorkommen, sind die gewöhnlichen Typen, d. h. Trypanosomen, die keinen breiten Körper haben, mit hellem Plasma. Der Hauptkern ist meist gegen die Mitte gelagert, das hintere Ende, wo der Blepharoplastkern liegt, ist stumpf; dieser läßt bei guten Objekten eine Membran erkennen wie bei *Tr. lewisi*, die die helle Zone umschließt. Das Innenkorn ist bei diesen Trypanosomen immer nur ein kleines Körnchen, nie ist die Anlage zum zweiten Blepharoplast da, wie es bei *Trypanosoma lewisi* und *Haemoproteus* der Fall ist. Die Geißel beginnt an der Blepharoplastkernmembran mit einer kleinen Verdickung, dem Basalkorn; einige achromatische Bänder, die von ihm zum Innenkorn ziehen, sind öfters zu sehen. Die Saumgeißel ist sehr gewunden und in eine breite undulierende Membran eingeschlossen. Die Geißel endigt in eine knopfförmige Verdickung. Der Hauptkern ist dem bei *Tr. lewisi* beschriebenen gleich. Da es sich sehr stark vermehrende Trypanosomen sind, so hat das Caryosom in den meisten Fällen eine beträchtliche Größe. Die Chromatinkomplexe, die an der Membran liegen, sind am deutlichsten bei *Trypanosoma brucei*. Die Form des Hauptkernes ist meist rund.

In Präparaten, die kurz vor dem Tode verfertigt wurden, sind vereinzelte breite plumpe Trypanosomen zu finden, die eine für weiblichen Typus charakteristische Struktur haben: ein sehr dunkles Plasma mit großen Maschen, großen Haupt- und Blepharoplastkern; vor dem letzteren Kern sieht man meistens eine große Vacuole, wie sie schon von anderen Autoren beschrieben wurde. Die undulierende

Membran ist schmal, die freie Geißel kurz (Fig. 55 u. 56). Die Bedeutung der Vacuole vor dem Blepharoplastkern ist noch nicht klar; sobald der Blepharoplast sich teilt, bilden sich zwei Vacuolen, jede vor ihrem korrespondierenden Kern.

Bei *Trypanosoma equinum* (Mal de Caderas) und bei *Trypanosoma equiperdum* (Dourine) habe ich je einmal ein feines Trypanosoma gesehen, das dem von Prowazek bei *Tr. lewisi* bezeichneten männlichen Typus sehr glich (Fig. 57), ein schlanker langer Körper mit Blepharoplastkern und Saumgeißel, das Plasma war dunkel und es konnte kein Hauptkern nachgewiesen werden; was für eine Bewandtnis es mit diesen Formen wohl hat, muß noch dahingestellt bleiben.

Ich möchte hier nur noch einmal die Beschreibung der Blepharoplastkernteilung geben, da ich speziell bei *Trypanosoma equinum* mehr Übergänge beobachten konnte, als bei den schon beschriebenen Trypanosomen, wo die beständige Anlage zum zweiten Kern die Beobachtung und Deutung sehr erschwert.

Merkwürdig ist es, daß mit der Hämatoxylinfärbung immer ein deutlicher, manchmal relativ großer Blepharoplastkern zu sehen ist, auch bei Mal de Caderas-Trypanosomen, während er mit Giemsa kaum sich färbt oder so klein ist, daß einige Autoren früher annahmen, die genannte Art besitze keinen Blepharoplastkern.

Das erste Stadium der Teilung des Blepharoplastkernes ist die zwei- bis dreifache Vergrößerung des ursprünglichen Volumens, doch nicht nach allen Richtungen hin, sondern mehr in der Längsachse der Zelle als in der Breite (Fig. 58). Es entsteht ein länglich-ovales Korn, das sich nicht so intensiv färbt, wie wenn es nur als ein kleines Korn zu sehen ist. Allmählich nimmt es eine schmale lange Spindelform an, an der keine Differenzierung zu sehen ist. Die ganze Spindel liegt in der hellen Zone (Fig. 59, 60 u. 72). Es bildet sich sodann eine Äquatorialplatte und äußerst kleine Polkappen mit den Centriolen, der achromatische Apparat ist leicht länglich faserig (Fig. 61 u. 73). Dann folgt das Stadium der Tochterplatten, an denen die einzelnen Chromosomen nicht erkennbar sind, doch treten sie an dem Profil des achromatischen Spindelapparates über (Fig. 62); zuletzt sammelt sich das ganze färbbare Material in 2 Kappen an (Fig. 63 u. 64), ähnlich den Polplatten der Amöben, sie bleiben noch mit peripheren Fasern verbunden (Fig. 74), auch diese durchtrennen sich bis auf den Zentralfaden, der längere Zeit zurückbleibt (Fig. 65, 66, 76 u. 80). Der Blepharoplast hat dabei eine hantelförmige Figur, in einer hellen Zone liegend.

Der geißellose Tochterblepharoplastkern liegt meist nach dem Hinterende zu, wenn es breite Formen sind, so rückt dieser neben den Blepharoplastkern, der die Geißel besitzt. Die Geißel entsteht aus einem Körnchen, Basalkorn und verläuft parallel der alten Geißel, doch geht sie schon in eine neue undulierende Membran. Das vordere Ende der entstehenden Geißel ist knopfförmig verdickt und gleitet noch im Körper des Trypanosomen selber nach dem Vorderende hin, wahrscheinlich unter den Periplast (Fig. 67, 68 u. 71). Die ganze Geißel ist als eine Zentralspindel der Basalkörner aufzufassen, an deren Polen die Centrosomen als Verdickungen derselben erscheinen, wie das SCHAUDINN für *Haemoproteus* zuerst angegeben hat. Die Teilung des Hauptkernes ist gleich den von *Haemoproteus* und *Trypanosoma lewisi* (Fig. 70—72 u. 78—80).

Nachdem die Teilung des Hauptkernes beendet ist und dabei auch schon die neue Geißel sich vollständig entwickelt hat, verändert die Saumgeißel ihre Lage, sie verläuft nicht mehr parallel der alten Geißel, sondern geht an den entgegengesetzten Rand des Trypanosoma; einer der Blepharoplastkerne rückt nach dem Hinterende zu, und man bekommt den Eindruck, als ob die beiden Zellen sich länglich verschoben haben, wie es PROWAZEK schon beschrieben hat. Die oberflächliche Furchung der Zelle ist auch schon zu bemerken, zuletzt kommt es zur Trennung vom Vorder- bis zum Hinterende.

Ausscheidung von Chromatinteilen (Chromidien) aus dem Hauptkern konnte man auch beobachten (wie es Fig. 69 zeigt). Die Membran ist dabei ausgestülpt an der Stelle, wo sie zum Austritt aus dem Kern gelangen.

Schlußbemerkungen.

Die Trypanosomen sind zweikernige Zellen in dem Sinne von SCHAUDINN, PROWAZEK, HARTMANN und KEYSSELITZ. Diese Auffassung ist begründet erstens durch die Entstehungsart, wie sie SCHAUDINN bei *Haemoproteus noctuae* und PROWAZEK bei *Trypanosoma lewisi* festgestellt haben; zweitens durch die Struktur und Teilung. In vielen Trypanosomen kann man deutlich in Hämatoxylinpräparaten die Kernstruktur des Blepharoplasten sehen. SCHAUDINN beschrieb in ihm ein Centralkorn und an mazerierten Präparaten auch 8 Chromosomen. Mit der Hämatoxylinfärbung kann an einzelnen günstigen Zellen von *Haemoproteus* und *Tr. lewisi*-Kulturformen deutlich die Kernstruktur dieses motorischen Kernes

nachgewiesen werden, er besteht aus einem Binnenkörper (Innenkorn), der dem Blepharoplast der meisten Autoren entspricht; äußerlich ist er von einer hellen Zone umgeben, an der oft ein feines Gerüst zu erkennen ist. Sie wurde von vielen Autoren als Vacuole bezeichnet. Die helle Zone wird von einer Membran abgegrenzt. Bei der Teilung besitzt der Blepharoplastkern annähernd die gleiche Größe wie der Hauptkern. Außerdem kann man in einigen Formen eine Art Vacuole an verschiedenen Stellen in Beziehung mit dem Blepharoplast im Plasma erkennen. Schließlich müssen die Teilungsvorgänge, die an ihm zu beobachten sind, als ein endgültiger Beweis der Kernnatur des Blepharoplastkernes gelten.

Gegner dieser Auffassung sind Moore u. Breinl; sie nennen den Blepharoplast Centrosoma extranuclear, im Gegensatz zum Caryosom, welches sie als Intranuclearcentrosom bezeichnen. Daß dieses nicht zutrifft, ersieht man aus dem hier beschriebenen Vorgang der Teilung.

Mit der Auffassung der Doppelkernigkeit der Trypanosomen muß man sich nicht vorstellen, daß jeder dieser Kerne ein völlig gesonderter Teil der Zelle ist, im Gegenteil scheint hierbei bei den untersuchten Formen eine innige Wechselbeziehung zwischen beiden zu bestehen. So beobachtete schon França u. Athias an *Trypanosoma rotatorium* der *Hyla arborea*, daß die geteilten Blepharoplastkerne an die Pole der Spindel des Hauptkernes rücken und so eine Art centrosomale Wirkung ausüben; doch die Autoren weisen auch darauf hin, daß es nicht die einzige Funktion des Blepharoplastes ist und deshalb dem Centrosom nicht ganz entspricht. Wir haben gleiche Vorgänge bei den runden Formen bei *Haemoproteus-* und *Tr. lewisi*-Kulturen nachgewiesen, in denen während der Spindelbildung des Caryosoms die Blepharoplastkerne auseinandergehen und sich in der Nähe der Pole des Hauptkernes lagern.

Das zeigt, daß man dem Blepharoplastkern eine centrosomale Wirkung zusprechen muß, aber die Bezeichnung als Centrosom ist ungenügend, denn er besitzt, selbst wenn wir auch das eigentliche Centrosom als einen zweiten Kern aller Zellen ansehen (also im Sinne von Hartmann und von Prowazek), doch mehr Funktionen und größere Bedeutung als dieses.

Trotz der ganzen morphologischen Einrichtung dieser beiden Kerne können dieselben isoliert nicht die Individualität der Kulturformen bedingen, was aus dem Schicksal der hauptkernlosen Formen zu ersehen ist. Auch das Gegenteil, wenn durch eine Zellteilung, die ja unabhängig von der Kernteilung ist (Prowazek), der nicht-

korrespondierende Blepharoplastkern mit dem Hauptkern in der anderen Zelle zurückbleibt, kommt es zur Zerstörung dieses Blepharoplastkernes.

Die von FLU als männlicher Typus bezeichneten hauptkernlosen Formen bei *Crithidia melophagica* sind wohl ebenfalls degenerierende Zellen, worauf das ganze Aussehen des Plasmas auch hindeutet.

Der Blepharoplast und der Hauptkern stehen in einer innigen Wechselbeziehung, die bei den multinuclearen Formen deutlich zu sehen ist, nämlich, die Zahl der Blepharoplaste entspricht der der Hauptkerne, oder, wenn ein Blepharoplast schon geteilt ist, so erkennt man an dem großen chromatinreichen Caryosom des korrespondierenden Hauptkernes, daß derselbe auch bald sich teilen wird. Außerdem ist in diesen multinuclearen Formen durch ihre Lage mit Leichtigkeit zu erkennen, welche Kerne (Blepharoplast- und Hauptkern) zusammengehören.

Die Teilung der beiden Kerne ist eine mitotische und sie spielt sich gänzlich am Caryosom und am Blepharoplastinnenkorn ab. Bosc hatte schon eine mitotische Teilung des Blepharoplastes angenommen, auch beobachtete Bosc das Vorhandensein der hellen Zone um die zentrale Chromatinmasse, auch daß die Geißel an der Peripherie dieser Zone festsitzt, und das Vorhandensein des Basalkornes an der Wurzel der Geißel.

Bei der Blepharoplastteilung sehen wir Spindel, Äquatorialplatte, Tochterplatten und Centrosomen. Die Hauptkernteilung vollzieht sich ganz wie es bei *Limax*-Amöben Herr Dr. NÄGLER und bei *Crithidia* aus *Nepa cinerea* Herr Dr. BERLINER im Inst. f. Infekt. beobachtet haben, nur daß es nicht, wie bei den Amöben, zur Bildung von großen Polplatten kommt, und erst aus diesen die Chromosomen entstehen, sondern das Caryosom wird zu einer diffusen Spindelform mit spitz zulaufenden Polen, bei der nichts zu unterscheiden ist, erst nachträglich differenzieren sich die Chromosomen und die Äquatorialplatte, wobei deutlich einzelne Chromosome erkannt werden konnten.

Literaturverzeichnis.

Bosc, F. J. (1905): Recherches sur la structure et l'appareil nucléaire des Trypanosomes. Arch. f. Protistenk.

Bouet, G. (1906): Culture du Trypanosome de la grenouille. Ann. de l'Institut Pasteur T. XX.

Flu, P. C. (1908): Über die Flagellaten im Darm von Melophagus ovinus. Arch. f. Protistenk. Bd. XII.

Franca, C. et Athias, M. (1907): Recherches sur les Trypanosomes de Amphibiens. II. Les Trypanosomes de Hyla arborea. Archivos do Real Instituto Bacteriologico Camara Pestana. T. 1 Fasc. II.

Hartmann, Max (1907): Das System der Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. X.

— (1908): Über eine neue Dysenterieamöbe. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 12 Beiheft 5.

— (1908a): Neuere Forschungen über pathogene Protozoen. Centralbl. f. Bakt. I. Abt. Bd. 42.

Hartmann, M. u. v. Prowazek, S. (1907): Blepharoplast, Caryosom und Centrosom. Arch. f. Protistenk. Bd. X.

Laveran, A. et Mesnil, F. (1904): Trypanosomes et Trypanosomiases.

Martini, E. (1903): Vergleichende Beobachtungen über Bau und Entwicklung der Tsetse und Rattentrypanosomen. Festschrift zum 60. Geburtstage von Robert Koch. Jena.

Minchin, E. A. (1908): Investigations on the development of Trypanosomes in the Tsetseflies and other Diptera. The Quarterly Journal of Microscopical Science Vol. 52 Part 2 March.

Nägler (1909): Entwicklungsgeschichtliche Studien über Amöben. Arch. f. Protistenk. Bd. XV.

Novy, F. G. and McNeal, W. J. (1905): On the Trypanosomes of Birds. Journal of Infectious Diseases, Chicago Bd. II No. 2.

Prowazek, S. v. (1904): Die Entwicklung von Herpetomonas. (Vorl. Mitteil.) Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte Bd. XX Heft 3.

— (1905): Studien über Säugetiertrypanosomen. Ibid. Bd. XXII.

— (1908): Einfluß von Säurelösung niedrigster Konzentration auf die Zell- und Kernteilung. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen Bd. XXV Heft 4.

Rabinowitsch, L. u. Kempner, W. (1899): Beiträge zur Kenntnis der Blutparasiten, speziell der Rattentrypanosomen. Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskrankh. Bd. XXX.

Robertson, W. (1905/06): Notes on certain Bloods inhabiting Protozoa. Proceedings of the Royal Physical Society of Edinburgh.

Salvin Moore, J. E. and Breinl, A. (1907): The Cytology of the Trypanosomes. Part. I. Annals of Tropical Medicine and Parasitology Bd. I No. 3.

— — (1908): The Life-history of Trypanosoma equiperdum. Proceedings of the Royal Society Vol. 80.

SALVIN MOORE, J. E. BREINL, A. and HINDLE, E. (1908): The Life-history of Trypanosoma lewisi. Ann. of Tropical Medicine and Parasitology Vol. II No. 3.

SCHAUDINN, F. (1904): Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochaete. (Vorl. Mitteil.) Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte Bd. XX Heft 3.

STUHLMANN, F. (1907): Beiträge zur Kenntnis der Tsetsefliege. Ibid. Bd. XXVI.

VAHLKAMPF, E. (1904): Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von Amoeba limax, einschließlich der Züchtung auf künstlichen Nährböden. Arch. f. Protistenk. Bd. V.

v. WASIELEWSKY u. SENN, G. (1900): Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten des Rattenblutes. Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskrankh. Bd. XXXII.

Tafelerklärung.

Die Abbildungen sind nicht schematisiert, sondern, besonders die Kernspindeln, mit größter Sorgfalt nach dem Objekt gezeichnet; oft waren die Kernspindeln im Präparat noch schärfer als in der Zeichnung.

Alle Zeichnungen wurden mit dem großen Zeichenapparat nach Abbe und mit Zeiss Comp. Oc. 18 und Apochr. Obj. 2 mm entworfen. Vergr. ca. 2700.

Tafel XXV.

Haemoproteus noctuae (Kultur).

Fig. 1. Blepharoplast- und Hauptkernstruktur.

Fig. 2. Doppeltinnenkern des Blepharoplasten und Hauptkernstruktur.

Fig. 3. Vorbereitung zur Teilung des Blepharoplasten und Vergrößerung des Caryosoms.

Fig. 4—8. Teilung des Blepharoplastkernes.

Fig. 9. Große Vergrößerung des Caryosoms und Centriolteilung.

Fig. 10. Teilung des Centriols und Blepharoplasten.

Fig. 11. Teilung des Centriols, die Tochtercentriole durch den Centralfaden noch verbunden.

Fig. 12. Basalkornbildung.

Fig. 12. Spindelform des Caryosoms.

Fig. 14. Äquatorialplatte und Centrosomen des Caryosoms.

Fig. 15. Desgl. und zwei Doppelkörner der Blepharoplasten.

Fig. 16. Zwei Caryosomspindeln mit Äquatorialplatte.

Fig. 17. Tochterplatten. (Schiefe Lage der Spindel.)

Fig. 18 u. 19. Letzte Trennung der mit Chromatin imprägnierten Centralspindeln von Caryosom und Blepharoplast.

Fig. 20. Desgl.

Fig. 21. Entstehung hauptkernloser Formen.

Tafel XXVI.

Leucocytozoon ziemanni (Kultur).

Fig. 22. Doppelspirochäte-ähnliche Formen von *Leucocytozoon*. (Hauptkern in Körnchen aufgelöst.)

Fig. 23. Spindel mit Äquatorialplatte bei *Leucocytozoon*.

Fig. 24. Feine trypanosomaförmige *Leucocytozoon*.

Fig. 25. Beginnende Abrundung.

Fig. 26 u. 27. Fortschreitende Stadien der Abrundung.

Fig. 28. Abgerundete geißelige Formen.

Fig. 29. Geißellose Formen mit 2 Caryosomspindeln mit Äquatorialplatte. Blepharoplaste an den Polen.

Trypanosoma lewisi (Fig. 30—54).

Fig. 30. Akute Infektion bei *Tr. lewisi.* Vorhandensein von Körnern im Vorder- und Hinterende.

Fig. 31. Desgl.

Fig. 32. Beginnende multiple Teilung, Ablösung der Saumgeißel. a) Blepharoplaste, b) Hauptkerne.

Fig. 33. Multiple Form noch mit der primitiven Geißel. a) Blepharoplaste, b) Hauptkerne.

Fig. 34. Blepharoplastspindel.

Fig. 35. Hauptkernspindel mit Tochterplatten.

Fig. 36. *Tr. lewisi* bei chronischer Infektion.

Fig. 37. Desgl.

Übergang der Blutformen in Kulturformen bei *Tr. lewisi.*

Fig. 38. 2tägige Kultur. Zurückrücken des Hauptkernes sowie des flüssigen Plasmas.

Fig. 39. Desgl. Blepharoplast beginnt sich nach dem Vorderende zu verschieben.

Fig. 40. Desgl. Blepharoplast vor dem Hauptkern.

Fig. 41 u. 42. 6 Tage alte Kultur. Rückbildung des Vorderendes.

Fig. 43—47. Verschiedene Formen der älteren *Tr. lewisi*-Kulturen.

Fig. 48. Blepharoplastkern in Vorbereitung zur Teilung vom Hinterende aus gesehen.

Fig. 49. Blepharoplastspindel.

Fig. 50. Caryosom mit Centriolteilung.

Fig. 51. Auseinanderrücken der Blepharoplastkerne.

Fig. 52. Lage der Blepharoplastkerne an den Polen der Caryosomspindel.

Fig. 53. Caryosomspindel mit Tochterplatte.

Fig. 54. Letzte Trennung des Caryosoms.

Tafel XXVII.

Trypanosoma equinum (Fig. 55—71).

Fig. 55 u. 56. Breite große Formen mit dunklem Plasma, sog. weiblicher Typus.

Fig. 57. Links sog. männlicher Typus.

Fig. 58. Blepharoplastkernteilungsvorbereitung.

Fig. 59. Desgl.

Fig. 60. Spindelform des Blepharoplastkernes.

Fig. 61. Äquatorialplatte des Blepharoplastkernes.

Fig. 62. Tochterplatten.

Fig. 63 u. 64. Polkappen.

Fig. 65. Hantelförmige Form des Blepharoplastkernes (letzte Teilung).

Fig. 66—68. Neue Geißelbildung.

Fig. 69. Chromidienbildung (umgeklapptes Hinterende).

Fig. 70. 2 Hauptkernspindeln.

Fig. 71. Hantelförmige Trennung des Caryosoms und neue Geißelbildung.

Trypanosoma equiperdum (Fig. 72—76).

Fig. 72. Spindelform des Blepharoplasten und Caryosoms.
Fig. 73. Spindel mit Äquatorialplatte des Blepharoplastkernes.
Fig. 74. Polplatten des Blepharoplasten.
Fig. 75. Erst getrennter Tochterblepharoplast und Vorbereitung des Caryosoms zur Teilung.
Fig. 76. Erste Vorgänge der Zellteilung.

Trypanosoma brucei (Fig. 77—80).

Fig. 77. Ruhendes Trypanosoma.
Fig. 78. Doppelblepharoplast und Geißeln.
Fig. 79. Spindel mit Platte des Caryosoms.
Fig. 80. Letzte Durchtrennung des Caryosoms.

(Aus dem Königl. Institut für Infektionskrankheiten.)

Flagellaten-Studien.

Von

Ernst Berliner.

(Hierzu Tafel XXVIII u. XXIX.)

Inhalt.



I. Einleitung.

In einer Amöbenkultur auf Agar-Agar, die Herr Nägler im Königl. Institut für Infektionskrankheiten bereits seit einer Reihe von Wochen weiter geimpft hatte, und die aus dem Kote einer *Lacerta agilis* gezogen war, traten plötzlich neben der im Eidechsenkote stets vorkommenden *Amoeba lacertae* eine Menge verhältnismäßig großer Flagellaten auf, deren Bearbeitung mir Herr Nägler in liebenswürdiger Weise überließ.

Zu gleicher Zeit beschäftigte ich mich mit einem im Darmkanal von *Nepa cinerea* lebenden Flagellat und begann die Struktur und Lebensverhältnisse dieses Parasiten mit den in Wirbeltieren parasitierenden Blutflagellaten zu vergleichen. Bei unseren lückenhaften Kenntnissen vom feineren Bau und der Entwicklung der Flagellaten erscheint aber jeder Beitrag zur Vermehrung derselben von Wichtigkeit, zumal da eine Anzahl von Flagellaten als Erreger verheerender Krankheiten praktisch von größter Bedeutung ist.

Ich möchte nicht verfehlen, der Leitung des Königl. Instituts für Infektionskrankheiten für Überlassung eines Arbeitsplatzes und des nötigen Materials, besonders aber Herrn Dr. Hartmann für die tatkräftige Unterstützung meiner Arbeiten meinen ergebensten Dank auszusprechen.

II. Untersuchungsmethoden und Technik.

Die Anfertigung von Dauerpräparaten der aus Eidechsenkot gezogenen *Copromonas major* n. sp. geschah in der Weise, daß ich Deckgläschen leicht auf den mit den Flagellaten belebten Kulturboden drückte, wobei diese mit einer dicken Schicht von Bacterien am Deckglas haften blieben. Darauf verrührte ich diese Schicht zur gleichmäßigen Verteilung der Tiere mit einem Tröpfchen Wasser und ließ das Deckglas mit der beschickten Seite nach unten wagerecht auf die Fixierungsflüssigkeit fallen. Die meisten Flagellaten blieben hierbei fest kleben und konnten auf dem Deckglas leicht weiter behandelt werden.

Fixiert habe ich *Copromonas* meist mit dem Schaudinn'schen Sublimatalkoholgemisch ($^2/_3$ konzentr. wässerige Sublimatlösung + $^1/_3$ Alc. abs.), das höchstens leicht erwärmt wurde, weil bei stärkerem



Erhitzen meist Schrumpfungen der Tiere eintraten. Außerdem gaben noch gute Resultate die FLEMMING'sche und HERRMANN'sche Lösung. Gefärbt wurde zuerst nach der HEIDENHAIN'schen Eisenhämatoxylin-Methode und mit verschiedenen anderen Hämatoxylinen; die GIEMSA-Färbung war unbrauchbar, weil die Pellicula sich stark mitfärbte und dadurch die Struktureinzelheiten des Tieres verdeckte.

Später verwandte ich die von MOORE u. BREINL erprobte Modifizierung der Eisenhämatoxylin-Methode unter Fortlassung der Behandlung der Objekte mit Jod-Jodkali, die im Institut für verschiedene Zwecke von Herrn Dr. ROSENBUSCH und mir ausprobiert wurde.

Ich beizte die Präparate nach der Fixierung 1—2 Stunden in 3proz. Eisenalaun, spülte in Wasser ab und legte sie dann in die gewöhnliche Eisenhämatoxylin-Mischung, der auf 100 ccm 4—5 Tropfen Lithium carbonicum zugesetzt waren. Diese Färbung wirkt außerordentlich intensiv, so daß man nur kurze Zeit zu färben und entsprechend kurz zu differenzieren hat. Noch schneller färbt eine alkoholische Hämatoxylinlösung, der man 2—3mal soviel Lithium zusetzen darf als der vorigen (ROSENBUSCH).

Die genügende Durchfärbung der Präparate erkennt man an der tiefschwarzen Färbung der Bacterienschicht. Dann wurde mit Leitungswasser abgespült und unter dem Mikroskop vorsichtig differenziert, etwa $^1/_4$ Stunde wieder in fließendem Leitungswasser abgewaschen und das Präparat durch die Alkoholstufen bis Xylol überführt und dann in Kanadabalsam eingeschlossen.

Nach vielen vergeblichen Versuchen gelang es mir, diese so kräftig wirkende Färbung auch für die intraglobulären Blutparasiten nutzbar zu machen. (MOORE u. BREINL hatten sie bereits für Trypanosomen umgewandt.) Bisher waren ja alle Versuche, diese Parasiten anders als mit Giemsa zu behandeln, an der starken Färbbarkeit des Hämoglobins gescheitert. Das Hämoglobin hielt noch den Farbstoff zurück, wenn der Parasit längst entfärbt war.

Durch methodisches Probieren gelang es mir durch Mischung der erprobten Fixierungsflüssigkeiten mit Essigsäure das Hämoglobin vollständig zu entfernen. Ich nahm Sublimatalkohol, Alkohol, FLEMMING'sche, HERRMANN'sche und andere Fixierungsflüssigkeiten und setzte eine gewisse Portion (im allgemeinen etwa $^1/_3$ der Fixierungsflüssigkeit) 1—2proz. Essigsäure zu. Die Blutausstriche fertigte ich in der üblichen Weise an, nur achtete ich darauf, daß sie nicht trocken wurden, sondern warf sie noch feucht mit der beschickten Seite nach unten in die Flüssigkeit.

Ich habe mich durch Versuche überzeugt, daß besonders die Anordnung der Kernsubstanz außerordentlich durch das Antrocknenlassen des Blutes leidet und dann falsche Bilder vortäuscht. In der Fixierungsflüssigkeit blieben die Präparate etwa $^1/_4$ Stunde und wurden dann nach der bereits angegebenen Modifikation der Heidenhain'schen Methode behandelt. Nur muß man bei den intraglobulären Parasiten länger färben und beizen. Je stärker überfärbt die Präparate zunächst sind, desto besser bringt man oft die cytologischen Feinheiten heraus. Doch geben häufig auch nur kurze Zeit gefärbte Präparate gute Bilder.

Ich glaube, daß schon jetzt diese Fixierungs- und Färbungsmethode in mancher Beziehung die Giemsafärbung übertrifft, da man beliebige Konservierungsflüssigkeiten anwenden kann, während man bei der Giemsafärbung hauptsächlich auf die unvollkommene Alkoholfixierung angewiesen ist.

Gelänge es aber erst, das besonders bei den kleineren Parasiten (z. B. *Proteosoma*) störende Pigment durch irgend welche Behandlung zu beseitigen, so würde wohl bald die Giemsafärbung in vielen Fällen durch die Lithium-E. H.-Färbung übertroffen werden. Doch sind meine Versuche in dieser Richtung bisher gescheitert.

Die beigegebenen Abbildungen der Crithidia sind mit Ausnahme der Fig. 25—36 mit Giemsa gefärbt, weil gerade der Geißelapparat hierbei sehr gut herauskommt. Die Abbildungen von Leucocytozoon und Halteridium dagegen sind nach Präparaten angefertigt, die nach der neuen Methode fixiert und gefärbt wurden.

III. Bau und Entwicklungsgeschichte von *Copromonas major* n. sp.

Züchtung der Flagellaten auf Agar-Agar.

Die Züchtung der *Compromonas major* geschah in der Weise, daß ich mit einer Platinöse den zahlreiche Amöben, Flagellaten und Bacterien enthaltenden gelblichen Belag der Agarplatte abstrich und auf frisch ausgegossenem Agar in parallelen Streifen aussäte. Es erfolgte dann bei gewöhnlicher Zimmertemperatur eine lebhafte Bacterienvermehrung, der in etwas langsamerem Tempo die der Amöben und Flagellaten folgte. Nach einer Reihe von Versuchen fand ich



es für die Kultivierung der Flagellaten am vorteilhaftesten, den Agarboden noch etwas mehr zu verdünnen als es gewöhnlich bei dem zu Amöbenkulturen benutzten der Fall war. Die Zusammensetzung des Nährbodens war die nach FROSCH: 90 Proz. Leitungswasser, 10 Proz. Nährbouillon und 0,5 Proz. Agar-Agar. Nach 24 Stunden war bereits eine lebhafte Vermehrung der Kulturen zu beobachten. Die gezogenen Streifen waren breiter geworden und zeigten bei schwacher Vergrößerung in ihrer Mittelregion eine dicke Anhäufung von Bacterien, zwischen denen Amöben umherkrochen, während die Flagellaten mehr die Ränder besetzten. Nach 3—4 Tagen erreichte die Kultur den Höhepunkt und hielt sich auf diesem bis zu einer Woche, nach welcher Frist der Nährboden auszutrocknen begann, was die Encystierung der Amöben und die schnelle Mengenabnahme der Flagellaten zur Folge hatte.

In den mehrere Tage alten und auf der Höhe der Entwicklung stehenden Kulturen hatten sich die Flagellaten in ungeheuren Scharen über die Ränder der Aussaatstriche hinaus verbreitet, während die Amöben mehr den dicken Bacterienrasen der Streifenmitten vorzogen.

Diese, wenn auch nicht scharf durchgeführte, so doch deutlich erkennbare Trennung von Flagellaten und Amöben ist aber nicht auf eine aktive Wanderung der Flagellaten nach den Rändern hin zurückzuführen, sondern vielmehr auf die Gefräßigkeit der auf den Streifen sich entwickelnden Amöben, die mit Vorliebe sich von den Flagellaten ernähren. Eine Ortsveränderung der mit dicker formbeständiger Pellicula versehenen Flagellaten ist wegen der Konsistenz des Kulturbodens ausgeschlossen; vielmehr liegen die Tiere ohne Geißel- oder sonstige Bewegung dicht nebeneinander, so wie sie sich bei der Teilung voneinander trennen. Nur an einzelnen Stellen, an denen von dem Deckel der Kulturschalen etwa herabtropfendes Kondenswasser sich angesammelt hat, schwimmen die Flagellaten lebhaft umher.

Nach 4—8 Tagen ist eine Neuüberimpfung auf frischen Kulturboden in der Regel nötig, die in der oben bereits erwähnten Weise geschieht.

Während eine Isolierung der Amöben ohne Schwierigkeit vonstatten geht, indem man eine Kultur einige Wochen stehen läßt und die dann sämtlich encystierten Amöben frisch aussät (die Flagellaten gehen inzwischen zugrunde, weil sie die Feuchtigkeit nicht entbehren können), ist mir eine vollkommene Isolierung der Flagellaten nie gelungen, weil stets einige Amöben bei der Überimpfung mit

übertragen wurden. Jedoch bekam ich Kulturen, in denen die Flagellaten in ungeheurer Zahl überwogen. Irgend welche Schwierigkeiten in der Beobachtung haben sich auch aus dem Nebeneinanderleben der Amöben und Flagellaten nie ergeben, da sich beide Tiere schon durch ihre Größe und Form auf den ersten Blick unterscheiden lassen.

Es ist mir gelungen, diese Kulturen über 6 Monate hindurch ohne jede Mühe auf der Höhe zu halten, bis im Frühjahr 1908 sich eine langsame Abnahme der Flagellaten bemerkbar machte, die sich leider durch kein Mittel aufhalten ließ. Die Tiere wurden kleiner und kleiner und zeigten, während sie früher die Pellicula prall ausgefüllt hatten, mehr eine ovale, abgeplattete Form, die noch von zahlreichen unregelmäßigen tiefen Falten durchzogen war. Trotz reichlicher Nahrungsaufnahme wuchsen solche Individuen nicht weiter heran, sondern wurden immer kümmerlicher und starben schließlich ab, nachdem sie nur in seltenen Fällen sich zur Teilung entschlossen hatten.

Was die Ursache dieses Absterbens betrifft, so glaube ich nicht fehlzugehen, wenn ich sie in letzter Linie auf die beschränkte Bewegungsmöglichkeit der Flagellaten zurückführe. Während sie sich zwar ungestört durch Zweiteilung vermehren können, ist ihnen in den weitaus meisten Fällen eine Copulation unmöglich gemacht, was über kurz oder lang ein Degenerieren zur Folge haben muß.

Während Dobell (1908), der eine ganz ähnliche Art untersuchte, die im Kote von Kröten lebt, nach einer Periode lebhafter Vermehrung durch Längsteilung stets ein Copulieren beobachtete, dem entweder wieder Längsteilung oder Encystierung folgte, habe ich nur in wenigen Kulturen Copulationen beobachten können, und diese wenigen scheinen nicht genügt zu haben, das Bestehen der Art zu sichern. Ich habe nun oft versucht, aus Eidechsenkot wieder diese Flagellaten zu ziehen, doch stets ohne Erfolg, so daß ich zweifeln würde, ob sie überhaupt normalerweise im Eidechsenkot lebten, wenn nicht Dobell ganz ähnliche Formen im Kote von Frosch, Kröte und Molch gefunden hätte. Daß an und für sich eine Verunreinigung der Kulturen, selbst bei größter Sorgfalt nicht gänzlich ausgeschlossen ist, geht daraus hervor, daß in denselben Kulturen, in denen die Flagellaten so unerwartet aufgetreten waren, einige Wochen später in ebenso rätselhafter Weise die von Hartmann u. Nägler (1908) beschriebene *Amoeba diploidea* n. sp. auftrat. Auch hier mußte zunächst angenommen werden, daß diese Amöbe aus dem auf den Kulturboden überimpften Eidechsenkot stammte, bis es in letzter

Zeit Herrn Nägler gelang, dieselbe Amöbe aus Gartenerde aus dem Institut für Infektionskrankheiten zu züchten und damit zu beweisen, daß in den Kot nur zufällig einige Cysten hineingelangt waren. Bei *Copromonas major* kann man vorläufig nur mutmaßen, daß sie im Eidechsenkot vorkommt, eine Annahme, die durch die Arbeit Dobell's eine gewisse Stütze hat.

Auf Anregung von Herrn Dr. Hartmann versuchte ich auch andere Arten von Flagellaten auf künstlichem Nährboden zu ziehen, was mir auch bei einer ganzen Anzahl frei lebender Formen gelang, wenigstens insofern, als auch sie sich monatelang lebhaft vermehrten, um dann allmählich einzugehen. Ich glaube, daß auch hier die Veranlassung in der Festigkeit des Nährbodens zu suchen ist. Ich züchtete auf Agar ein sehr kleines eingeißeliges Flagellat, das dadurch interessant war, daß bei ihm die Geißel direkt bis in den Kern hinein verlief. Aus fauligem Wasser, das einem Aquarium entnommen wurde, wurden auf Agar eine *Bodo*-Art und ein *Copromonas* ähnliches Flagellat gezüchtet. Besonders gut geeignet für Züchtung auf festem Nährboden erscheint ein zweigeißeliges mit Rhizoplast versehenes Flagellat, das Herr Dr. Hartmann aus Kuhjauche zog. Läßt man Kuhjauche einige Tage stehen und streicht dann eine dünne Schicht auf Agarboden aus, so belebt sich die Platte nach 3—5 Tagen mit diesem Protozoon. Bei ihm scheint auch, trotzdem es doch aus einem dünnflüssigen Medium stammt, eine dauernde Kultivierung möglich zu sein, da es nur beim Schwimmen eine feste eiförmige Gestalt annimmt, auf Kulturboden aber amöboid wird und umherkriecht. Einen Verlust der Geißeln habe ich nie beobachtet; bringt man das Tier in einen Flüssigkeitstropfen, so nimmt es wieder die normale Gestalt an und beginnt zu schwimmen. Hier scheinen auch zahlreiche Individuen in den Kulturen zu copulieren, so daß die Aussicht besteht, sie während ihres ganzen Entwicklungsganges auf Nährböden ziehen zu können. Erwähnen möchte ich noch, daß in fast allen Flagellatenkulturen, die ich anlegte, bald Amöben auftraten.

Wie bequem und vorteilhaft dieses Kulturverfahren für Protozoen ist, braucht nicht besonders hervorgehoben zu werden. Es liefert zu jeder Zeit eine unbegrenzte Menge von Material und gestattet, in einfachster Weise Dauerpräparate herzustellen, die Tausende von Individuen enthalten. Durch weitere Modifikationen dürfte es vielleicht auch gelingen, einen Nährboden herzustellen, der auch für Flagellaten vollkommen genügt und das Studium ihres ganzen Entwicklungscyclus gestattet. Parasitisch lebenden Proto-

zoen scheint aber diese Züchtungsmethode nicht zu behagen, wenigstens habe ich vergeblich versucht, die im Enddarm von *Lacerta muralis* vorkommenden *Bodo-*, *Trichomonas-* und *Trichomastix*-Arten zu züchten, und ebenso starben auch die im Darm von *Nepa* parasitierenden Flagellaten nach wenigen Tagen schon ab. Man wird bei diesen Formen aber vielleicht eine Züchtung auf Blutagar erreichen können, wie es z. B. schon Novy, Mc Neal und Joorey gelungen ist, ein im Darm von amerikanischen Stechmücken vorkommendes Flagellat geraume Zeit auf Blutagar zu kultivieren. Sonst gehen auch zahlreiche andere Protozoen, besonders Ciliaten auf Agarnährboden an.

Allgemeiner Bau von *Copromonas major* und systematische Stellung.

Bevor ich zur Schilderung der Lebensweise und Fortpflanzung von *Copromonas major* übergehe, möchte ich eine kurze Schilderung seines Baues geben und im Anschluß daran seine Stellung im System besprechen.

Der ovale Körper besitzt eine Länge von ungefähr 20 μ und wird von einer formbeständigen doppelkonturierten Pellicula begrenzt, die einen grünlichen Schimmer besitzt und sehr widerstandsfähig sein muß, da sie sich bei zerquetschten Individuen scharf vom Körperplasma abhebt und nach dem Tode des Tieres noch wochenlang deutlich erkennbar bleibt. Läßt man die Tiere unter Luftabschluß im hängenden Tropfen absterben, so findet man noch nach langer Zeit die aufgequollenen Hüllen, die in ihrem Innern ganze Scharen von Bacterien beherbergen. Irgend welche feinere Struktur der Hülle konnte ich nicht erkennen. Am Vorderende, aber etwas seitlich, entspringt eine dicke Geißel, die etwa $^5/_4$ der Körperlänge des Tieres beträgt und noch ein Stückchen in das Körperinnere hinein verfolgt werden kann; seitlich dicht neben der Geißel deutet ein schnabelartiger Einschnitt das Cytostom an, das in einen noch nicht bis zur Hälfte des Körpers reichenden Cytopharynx mündet. In dem stark gekörnelten, wenig durchsichtigen Körperplasma sieht man vorn regelmäßig eine runde große pulsierende Vacuole, deren Pulsationen in etwa zwei Minuten mit denen einer zweiten alternieren und zwar so, daß stets kurz vor dem Collaps der einen die andere als kleines Bläschen erscheint. Etwa in der Mitte zwischen Vorder- und Hinterende liegt, der einen Körperwand genähert, der Kern, der beim lebenden Tier als Blase erscheint und sich an seiner konstanten Lage von den Nahrungsvacuolen unterscheiden läßt. Diese

füllen in sehr wechselnder Zahl und Größe die ganze Hinterhälfte aus und werden nur in Ausnahmefällen — durch anormale Kernteilung usw. — bis in die Vorderhälfte gedrängt. Zwischen ihnen liegen als knorrige, aber meist unverzweigte Äste in wechselnder Anzahl Körper, die stark lichtbrechend sind und wohl als Paramylon anzusprechen sind, da sie mit Jod nicht tingierbar sind. In mit Eisenhämatoxylin oder gewöhnlichem Hämatoxylin gefärbten Präparaten sind sie nicht sichtbar, doch treten sie ebenso deutlich wie im Leben an Präparaten hervor, die nur mit Lichtgrün behandelt werden. Mit Ausnahme des Zellmundes ist die äußere Hüllmembran überall geschlossen.

Was nun die systematische Stellung anbetrifft, so schließe ich mich der Ansicht DOBELL's an, der seine Form (*Copromonas subtilis*) in die Ordnung der Euglenoidina (KLEBS) einreiht. Mag man nun die Petalomonadina als Subfamilie der Familie der Peranemiden unterordnen oder beide als gleichartige Gruppen nebeneinander stellen, wir können diese Frage bei der geringen Kenntnis der meisten dieser Flagellaten unentschieden lassen und uns damit begnügen, wie DOBELL unsere Form als *Copromonas major* zu den Petalomonadina zu stellen, die BÜTSCHLI folgendermaßen charakterisiert:

> „Ungefärbte formbeständige Formen von etwas ovaler abgeplatteter Gestalt, mit großer Geißel des Vorderendes und dicht dahinter auf Bauchseite eine Mundöffnung mit sehr wenig entwickeltem Schlund."

Eine besondere Gattung aufzustellen hat wohl DOBELL deshalb für notwendig gehalten, weil von den beiden bei BÜTSCHLI angeführten Gattungen die eine, *Petalomonas* STEIN, sich durch den Besitz von Längskielen oder Furchen auszeichnet, während die alten Beschreibungen der anderen in Betracht kommenden Gattung *Cytomonas* STEIN, so unvollkommen sind, daß man lieber vorläufig zur Aufstellung einer neuen Gattung seine Zuflucht nehmen mag. Die von mir gefundene Form als identisch mit der von DOBELL beschriebenen zu betrachten halte ich nicht für angängig, weil trotz der großen Ähnlichkeit in der allgemeinen äußeren Gestalt und Lebensweise doch wiederum bei genauerer Untersuchung so bedeutende Unterschiede zutage getreten sind, daß es sich fast rechtfertigen würde, eine neue Gattung aufzustellen.

Im Verlaufe der Arbeit werde ich, um unnütze Wiederholungen zu vermeiden, mich hauptsächlich darauf beschränken, die von DOBELL's Untersuchungen abweichenden Punkte hervorzuheben.

Beobachtungen am lebenden Objekt.

Da die Undurchsichtigkeit der Agarplatten, auf denen die Flagellaten gezogen wurden, die Anwendung stärkerer Vergrößerungen verbot, und es außerdem zum Studium der Geißelbewegung notwendig war, die Tiere in ein flüssiges Medium zu übertragen, wurden Deckgläschen leicht auf die Oberfläche der Kulturen gedrückt, abgehoben, und dann ihre beschickte Seite mit gewöhnlichem Leitungswasser benetzt. Physiologische Kochsalzlösung, destilliertes Wasser oder andere Lösungen führten meist ein schnelleres Absterben der Tiere herbei. Das Deckgläschen wurde mit der beschickten Seite auf einen gewöhnlichen oder hohlgeschliffenen Objektträger gelegt und sorgfältig mit Wachs oder Vaseline umrandet. In solchen Präparaten hielten sich die Tiere bis zu drei Tagen ohne ersichtliche Schädigung und pflanzten sich sogar lebhaft fort. Zu den Beobachtungen am lebenden und gefärbten Objekt wurde ein Zeiss'sches Mikroskop mit der 2 mm Apochromat-Ölimmersion und den Ocularen 6, 8, 12, 18 benutzt.

Betrachtet man ein frisch hergestelltes Lebendpräparat, so sieht man in dem außerordentlich dichten Bacteriengewimmel, das aber bei richtiger Abblendung die Deutlichkeit der Beobachtung nicht bloß nur wenig beeinträchtigt, sondern insofern von Nutzen ist, als es die Bewegung der Flagellaten in wünschenswerter Weise verlangsamt, die Tiere in gleichmäßig langsamer Bewegung und meist gerader Richtung sich ihren Weg bahnen. Die Geißel ist gerade nach vorn gestreckt und zeigt nur an ihrer Spitze ein bedächtiges Hin- und Herschlagen, während sie im übrigen in ihrer ganzen Länge starr erscheint. Der Körper selbst führt nur schwache, seitlich pendelnde Bewegungen aus; eine eigentliche Rotation um die Längsachse fehlt. Nur wenn der Körper einen stärkeren Widerstand auf seinem Wege findet, beginnt die Geißel in heftigen Schlägen sich zu winden, bis sie das Hindernis fortgeschleudert hat, oder das Tier in eine andere Richtung getrieben worden ist. Die Geißel selbst erscheint als gleichmäßig dicker Strang, der vorn nicht zugespitzt, sondern flach abgerundet ist und eine ziemlich derbe Beschaffenheit haben muß, da er zuweilen heftigen Zerrungen ausgesetzt wird. Ein Verschwinden der Geißel ist nur vor der Teilung zu beobachten: abgerissene oder verkürzte Geißeln findet man nur bei degenerierten Individuen.

Die Nahrung der Flagellaten besteht ausschließlich aus Bacterien, die in großen Mengen aufgenommen werden. Eine bestimmte

Art scheint nicht bevorzugt zu werden. Oft habe ich beobachtet, daß ein Bacterium in gerader Linie auf das Cytostom eines Tieres losschoß, zurückprallte und dies mehrere Male wiederholte, bis es im Schlunde verschwand. Diese Bewegung sieht bei dem Fehlen jeglicher Strömung, die etwa die Nahrung in den Mund hineinzieht, so zielbewußt aus, daß ich fast an einen Reiz denken möchte, der, vom Munde des Tieres ausgehend, die Bacterien anlockt. Eine derartige Wirkung könnte ja am Ende die durch den Schlund erfolgende Entleerung der pulsierenden Vacuolen und der verdauten Nahrung hervorrufen.

Ist ein Bacterium am Grunde des Schlundes angelangt, so bleibt es dort einige Zeit liegen, bis sich noch mehr Nahrung angehäuft hat; dann wird der Bacterienballen langsam mit einer Flüssigkeitsvacuole umgeben und allmählich durch nachfolgende Nahrungsstoffe seitwärts und nach unten in das Plasma gedrängt. Die Größe der Nahrungsvacuolen richtet sich nach der Bacteriengröße; ihre Form ist meist kreisrund. Manchmal aber findet man Vacuolen, die langgestreckt, fast den ganzen Körper des Tieres durchziehen und, den Kern an die Zellwand pressend, nur ein großes Bacterium in ihrem Innern bergen, dessen Aufnahme durch den Zellmund man fast für unmöglich halten sollte. Solche Riesenvacuolen zerschnüren sich bei fortschreitender Verdauung meist in eine Anzahl kleinerer, die wieder mehr in die hintere Körperhälfte hineinrücken. Ein Ausstoßen der unverdaulichen Bestandteile der Nahrung habe ich nie mit Sicherheit beobachten können.

Individuen, die unmittelbar vor der Teilung stehen, erkennt man bald an ihrer Größe und ihren trägen Bewegungen. Sie bleiben an einer Stelle liegen, und die Geißel beginnt nun in unregelmäßigen großen Schwingungen, die wellenförmig von hinten nach vorn verlaufen, langsam hin und her zu schlagen. Dann geht eine Verkürzung der Geißel derart vor sich, daß die Spitze mit einer ganz kleinen knopfförmigen Verdickung gewissermaßen von vorn nach hinten abschmilzt. Ist dieser Prozeß etwa bis zur Hälfte der Geißellänge vorgeschritten, so scheint auch der Geißelrest seine frühere Konsistenz schon eingebüßt zu haben. Er schlängelt sich zwar noch eifrig, bleibt aber leicht an in der Nähe befindlichen Gegenständen oder am Körper des Tieres selbst kleben und reißt dabei leicht ab. Der letzte Rest der Geißel ist als kleines Knöpfchen neben dem Zellmund kurze Zeit zu erkennen. Eine Einziehung der Geißel oder iher Auflösung zu einem großen bläschenförmigen Körper ist ebensowenig wie eine Zerfaserung zu beobachten. Während

dieses Vorganges ist am Kern eine Streckung senkrecht zur Körperlängsachse zu sehen. Diese geht weiter vor sich, der Kern schnürt sich in der Mitte biskuitförmig ein, bis schließlich durch Zerreißen des Verbindungsstranges die zwei Tochterkerne entstehen. Ungefähr von dem Zeitpunkt an, wo die Biskuitform des Kernes auftritt, bildet sich am Vorderrande und in der Richtung der Längsachse ein Einschnitt aus, der, flacher werdend, bald als Furche über den ganzen Körper verläuft und, von vorn aus nach innen weiterschreitend, immer tiefer einschneidet. Gleich bei Beginn dieser Zellteilung sprossen vorn an den beiden Spitzen zwei Geißeln langsam hervor, die langsam hin- und herpendelnd sich immer weiter hervorschlängeln und bald durch ihre kräftigen Bewegungen die Zellteilung beschleunigen. Der Organismus beginnt sich wieder in allerdings nur unregelmäßig taumelnde Bewegung zu setzen und bricht dabei mehr und mehr auseinander. Zuletzt hängen die Tochtertiere nur noch an einem kurzen Zipfel zusammen, der schließlich, sich etwas ausziehend, durchreißt und noch für einige Zeit erkennen läßt, daß man ein eben erst aus der Teilung hervorgegangenes Individuum vor sich hat. Alle diese Stadien sind auf den Figg. 1—14 dargestellt, nur daß bei einigen Zeichnungen die Geißeln nicht zu sehen sind, weil sie bei etwas stärkerer Differenzierung leicht sich entfärben und unsichtbar werden.

Über die Art der Verdoppelung des Cytostoms möchte ich nichts Bestimmtes sagen, da eine genaue Beobachtung dieses Prozesses mir nicht gelungen ist. Dobell glaubt, daß das alte degeneriert und daß zwei neue Zellmünder angelegt werden, doch gibt auch er die Schwierigkeit der Beobachtung zu.

Leichter ist das Verhalten der pulsierenden Vacuolen zu beobachten, doch weichen hier meine Ergebnisse von denen Dobell's ab. Dobell hat bei *Copromonas subtilis* nur eine pulsierende Vacuole beobachtet, die sich in bestimmten Zeitabschnitten in ein median liegendes Reservoir entleert. Bei Beginn der Teilung schneidet die Teilungsfurche das Reservoir durch, und gleichzeitig tritt auf der der ursprünglichen pulsierenden Vacuole gegenüberliegenden Seite eine neue pulsierende auf. Auch ich habe sehr oft den Teilungsvorgang beobachtet und festgestellt, daß bei der von mir untersuchten Art zwei pulsierende Vacuolen bestehen, die abwechselnd in Tätigkeit treten. Die Teilungsfurche geht zwischen beiden hindurch und der Rhythmus ihrer Pulsationen verschiebt sich, bis erst auf der einen, bald auch auf der anderen Seite je eine kleine neue

Vacuole auftritt, die nun ihrerseits im Takte mit der auf ihrer Seite befindlichen ursprünglichen Vacuole pulsiert.

Die im hinteren Ende liegenden Nahrungsvacuolen und Paramylonkörper werden ungefähr gleichmäßig auf beide Tochterindividuen verteilt. Ein Heraustreten von Nahrungskörpern oder Kristallen bei der Trennung habe ich nie beobachtet. Überhaupt scheint das Protoplasma eine sehr zähflüssige, teigige Beschaffenheit zu haben und bei Berührung mit dem umgebenden Wasser sofort eine neue Zellhaut zu bilden. Sonst könnte man wohl nicht die neu entstandenen Tiere oft noch an dem hinten hervorragenden Zäpfchen (Fig. 14) erkennen, welches erst nach einiger Zeit durch eine gleichmäßigere Rundung des Körpers verwischt wird.

Alle diese bisher geschilderten Vorgänge lassen sich am besten am lebenden Objekt beobachten. Für die Erforschung der Feinheiten der Kernteilung und der Geißelbildung jedoch sind gefärbte Präparate unentbehrlich.

Studium des feineren Baues und der Fortpflanzung an gefärbten Präparaten.

Der Querschnitt der Geißel erscheint im gefärbten Präparat im allgemeinen schwächer als im Leben, während allerdings die mit Giemsa gefärbten Geißeln ungefähr ebenso dick sind als die der lebenden Tiere. Trotzdem aber möchte ich es unentschieden lassen, ob diese Unterschiede durch Schrumpfungen des Geißelplasmas hervorgerufen werden oder ob wir in dem dünnen Geißelfaden der meisten Präparate vielleicht einen die Geißel durchziehenden Zentralfaden sehen, während die ihn umgebende Plasmahülle ungefärbt bleibt. Es wäre immerhin möglich, daß bei Giemsafärbung eine feine Farbstoffniederschlagszone längs der Geißel eine bedeutendere Geißelstärke nur vortäuscht. Auch die bei Bacterien oft Vorzügliches leistenden Geißelbeizen konnten mir keine einwandfreien Bilder liefern. Der Verlauf der Geißel im Innern ist bei einiger Aufmerksamkeit schon am lebenden Objekt festzustellen. An mit Lithium-Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten sieht man, daß die Geißel mit einem kleinen Basalkorn endigt (Fig. 1).

Der Kern zeigt ein großes dunkelgefärbtes Caryosom, an dem wegen seiner Kompaktheit weitere Einzelheiten nicht zu erkennen sind, und um dieses eine helle Kernsaftzone, die bei längerer Färbung und darauf folgender Beizung keinerlei Differenzierung aufweist. Färbt man jedoch kurze Zeit und differenziert nur sehr wenig und



vorsichtig, so zeigt sich in dieser Zone ein Ring aus Körnchen und staubförmigem Chromatin, der im allgemeinen der äußeren Begrenzung der Kernsaftzone anliegt, doch auch oft etwas exzentrisch gelagert ist und nach dem Caryosom (bei exzentrischer Lage auch nach außen) feine Ausläufer entsendet. Eine eigentliche Kernmembran ist nicht vorhanden und wird nur leicht durch die an das Körperplasma grenzende Chromatinschicht vorgetäuscht.

Beim Beginn der Kernteilung streckt sich das Caryosom in die Länge und scheint dabei etwas aufzuquellen und gleichzeitig einen Teil des in ihm aufgespeicherten Chromatins an das Außenchromatin abzugeben, das sich inzwischen von der Peripherie der Kernsaftzone nach innen zurückgezogen hat und als gleichmäßige Schicht das Caryosom umgibt (Fig. 3). Bei der weiteren Streckung des Caryosoms fließt das Außenchromatin nach den beiden Enden ab und legt sich um sie in Gestalt von unregelmäßigen, wolkig aufgelockerten Kappen. In diesem Zustande bleibt es bis zur vollendeten Teilung und wandert erst allmählich während der Neubildung des Tochtercaryosoms wieder um dieses herum, um dann wieder peripherwärts zu wandern (Fig. 1—14). Lange Zeit konnte ich bei dem Studium der Caryosomteilung weiter nichts beobachten, als daß ein kompakter Körper sich hantelförmig in die Länge zog und schließlich durchschnürte, wie man es bei einer bis jetzt als Amitose bezeichneten Kernteilungsform oft sieht. Schließlich gelang es mir, an einigen wenigen Präparaten, die ich ganz kurze Zeit mit Lithium-Heidenhain behandelt hatte, deutlich das Vorhandensein von Äquatorialplatten und Centriolen festzustellen. In Fig. 3 u. 4 ist das Auftreten und Auseinanderweichen der Äquatorialplatten deutlich zu erkennen. Die Existenz einer typischen Mitose ist also nicht zu bezweifeln. In Fig. 4 sind noch zwei an beiden Polen gelegene Körnchen angedeutet, die als Centriole zu bezeichnen wären. Meistens sind diese aber in dem stark zusammengebackenen Caryosom nicht zu sehen, dagegen sind die Spindelfasern häufiger als feine Strichelung zu erkennen, die Dobell zwar abgebildet, aber nicht weiter gedeutet hat, da er die Kernteilung für amitotisch hält.

Fast noch schwieriger erschien das Studium der Geißelbildung. Geißel und Basalkorn sind so schwer färbbar, und die Hülle und der Zelleib des Flagellaten färben sich so intensiv, daß auch hier die Einzelheiten im Innern des Körpers nur in Ausnahmefällen zu sehen sind. Oft sieht man während der Teilung eine Fibrille im Körperinnern verlaufen, wie in Fig. 8 u. 9, die besonders deutlich zu erkennen ist, wenn sie sich über die pulsierende Vacuole hinwegzieht, aber

nur wenige Bilder habe ich auffinden können, die die Erklärung der Geißelentstehung ermöglichen. Und diese Bilder stehen im strikten Gegensatz zu den Abbildungen Dobell's.

Fig. 5 zeigt uns zwei Fibrillen, direkt von den Polen (Centriolen) der Kernspindel entspringend (siehe auch Fig. 4). Nehmen wir hierzu noch die Bilder, die die Fig. 10 u. 11 zeigen, so scheint es mir ziemlich sicher, daß bei *Copromonas major* analoge Verhältnisse bei der Entstehung des Basalkornes vorliegen, wie sie z. B. Schaudinn bei der Bildung des Blepharoplasten und der Saumgeißel bei *Haemoproteus noctuae* schildert. Nur daß bei *Copromonas major* die Geißeln direkt aus den beiden Centriolen hervorsprossen, ein Umstand, auf den wir noch zurückkommen werden. Aus den durch Teilung der Centriole entstandenen Basalkörnern scheint noch je ein Körnchen zu entspringen (Fig. 10), das vielleicht bis zum Vorderende des Körpers wandert und das Material zum Aufbau der Geißel allmählich liefert. Ist die Geißel fertig, so ist das Körnchen verschwunden und nur noch das Basalkorn zu sehen.

Fig. 9 zeigt wohl den Vorgang der Geißelauflösung vor der Teilung und veranschaulicht, daß neben der bereits geschilderten Verkürzung der Geißel gleichzeitig eine wenn auch nicht sehr bedeutende Geißeleinziehung einhergeht, dadurch, daß das Basalkorn kernwärts wandert.

So schwierig nun auch diese Untersuchungen über die Geißelentstehung in ihren Einzelheiten sind, so scheint mir das doch festzustehen, daß bei der Fortpflanzung das alte Basalkorn mit der Geißel zugrunde geht (oder in den Kern zurückwandert?), und daß zwei Basalkörner für die Tochterzellen aus den Centriolen der neuen Kerne austreten.

Dobell weist ausdrücklich darauf hin, daß bei *Copromonas subtilis* zu keiner Zeit eine Verbindung zwischen Basalkorn und Kern besteht. Auch er glaubte zuerst eine solche gefunden zu haben, hat sich dann aber überzeugt, daß er den Zellschlund oder die Teilungsfurche als Verbindungsstrang angesehen hat. Er bildet Stadien ab, in denen aus dem alten Basalkorn durch hantelförmige Teilung ein neues entsteht. Mir jedoch ist es trotz Anwendung derselben Methoden, die Dobell angibt (Schwärzung mit Osmiumsäure), nicht gelungen, auch nur ein einziges Mal ein ähnliches Bild zu finden. Inwiefern die Entstehung der Basalkörner aus den Centriolen für die Richtigkeit des Begriffes der Doppelkernigkeit spricht, soll weiter unten erörtert werden.

Über geschlechtliche Vorgänge bei *Copromonas major*, die Dobell

bei *Copromonas subtilis* häufig beobachtet und lückenlos abgebildet hat, kann ich nur aussagen, daß eine Copulation sicherlich vorkommt. Einmal fand ich zwei lebende Tiere, deren Vorderenden miteinander verschmolzen waren, und die nur noch eine Geißel besaßen. Ich konnte auch eine Zeitlang beobachten, daß diese Verschmelzung weiter fortschritt, verlor das Paar dann aber infolge seiner heftigen Bewegungen aus dem Auge. Ferner fand ich auf Dauerpräparaten, die von einer sehr feucht gehaltenen Kultur angefertigt waren, eine ganze Anzahl von offenbaren Copulationsstadien, doch waren diese meist undeutlich infolge schlechter Konservierung. Immerhin erhielt ich einige gut erhaltene Stadien, die wohl einwandfrei das Vorkommen der Copulation darlegen. In Fig. 15 sehen wir zwei Exemplare, die mit ihren Vorderenden miteinander verschmolzen sind; die eine Geißel mit ihrem Basalkorn ist vollständig erhalten. Noch klarer sind die in Fig. 16 u. 17 dargestellten Stadien. In Fig. 16 ist die erste Reduktionsteilung in Gestalt einer richtigen Kernteilung vor sich gegangen; die außenliegenden beiden Kerne, wohl die Reduktionskerne, unterscheiden sich von den beiden anderen durch die kleine undeutliche Kernsaftzone. In Fig. 17 sind zwei schon ganz verblaßte Reduktionskerne vorhanden; ob aber hier auch schon die zweite Reduktionsteilung vollendet ist, oder ob wir es mit den zugrundegehenden Reduktionskernen der ersten Teilung zu tun haben, muß dahingestellt bleiben. Endlich zeigt Fig. 18 höchstwahrscheinlich die stattgehabte Verschmelzung der copulierenden Flagellaten, während die Kerne noch getrennt sind. Stadien, in denen gerade die Vereinigung der Kerne stattfindet, habe ich nicht finden können.

Das Schicksal der Tiere nach der Copulation habe ich nicht verfolgen können wegen des seltenen Auftretens der Erscheinung. Dobell hat aber diese Lücke durch seine Beobachtungen vollständig ausgefüllt. Nach ihm entwickeln sich die aus der Copulation hervorgegangenen Individuen nach zwei verschiedenen Richtungen. Die einen runden sich schon vor der Verschmelzung der Kerne ab, stoßen die Nahrungsballen aus und encystieren sich, die anderen behalten die Geißeln und pflanzen sich genau wie die übrigen wieder durch Längsteilung fort. Auch ich habe einige Cysten gefunden, die den von Dobell abgebildeten vollkommen gleichen, doch will ich auf sie nicht näher eingehen, weil es mir nicht gelungen ist, aus ihnen wieder Flagellaten zu züchten.[1])

[1]) Falls *C. major* wirklich im Eidechsenkot lebt, müssen die Cysten vielleicht, um sich wieder zu Flagellaten entwickeln zu können, den Darmkanal einer Eidechse passieren, wie es nach Schaudinn (1903) bei *Chlamydophrys* der Fall ist.

Die Abbildungen 20—23 zeigen Flagellaten, wie ich sie oft auch lebend fand. Die lebenden bieten ganz das Bild solcher Individuen, die gerade im Begriff stehen sich zu teilen, doch vergeblich wartet man auf den Beginn des Prozesses.

Die Ursache der Verzögerung ist offenbar die stattgehabte Drehung der Kernspindel um 90°, durch die die Ausbildung der Zellteilung unmöglich gemacht wird. Die Fig. 19 u. 24 könnten auch hierher gehören. Das ganze Aussehen von dem in Fig. 24 abgebildeten Individuum wenigstens ist pathologisch, während in Fig. 19 eventuell auch der letzte Akt der Copulation fixiert sein könnte. Doch scheint mir dazu der Umfang des Tieres zu gering. Bei solchen Tieren mit schief gestellter Kernspindel scheint auch die Nahrungsaufnahme erschwert oder sogar unmöglich zu sein, denn bald zeigen sie nur Nahrungsvacuolen, deren Inhalt schon ziemlich verdaut ist (Fig. 20, 21, 23), bald solche ohne Inhalt (Fig. 24), ja zuweilen ist sogar das Körperinnere überhaupt frei von Vacuolen (Fig. 22).

IV. Einiges über den Bau und die Entwicklung von *Leptomonas (Herpetomonas) jaculum* Léger.

Bei der Untersuchung des Darminhalts von *Nepa cinerea* L. fand ich den von Léger entdeckten und beschriebenen Parasiten *Herpetomonas jaculum.* Da sich derselbe in sämtlichen von mir untersuchten Nepen in großen Mengen aufhielt, nahm ich Gelegenheit, seine feinere Struktur zu untersuchen und mit anderen in letzter Zeit näher beschriebenen ihm nahestehenden Formen zu vergleichen. Auf Kernstruktur, Modus der Kernteilung, Befestigung der Parasiten am Darmepithel des Wirtes will ich allerdings an diesem Orte nicht eingehen, weil ich nicht genügend Gelegenheit hatte, meine hauptsächlich mittels der Giemsa-Färbung gewonnenen Ergebnisse durch die von mir bereits erwähnte Lith.-E. H.-Färbung nach Breinl nachzuprüfen.

Beobachtungen am lebenden Objekt.

Die zur Untersuchung benutzten Wasserskorpione wurden an den verschiedensten Orten der Umgegend von Berlin, hauptsächlich aber in einem Teich im Garten des Berliner Zoologischen Instituts

gefangen und zeigten sich ausnahmslos infiziert. Nach Abschneiden des Thorax und der Abdomenspitze wurde der Darm mit einer Pinzette herausgezogen und auf einem Objektträger in mehrere Stücke zerschnitten, die dann einzeln auf Objektträgern unter Zusetzung eines Tröpfchens physiologischer Kochsalzlösung zerzupft und unter einem mit Vaseline umrandeten Deckgläschen untersucht wurden. Eine Verdünnung des Darminhaltes ist wegen seiner undurchsichtigen dunkelbraunroten Farbe geboten.

Die Flagellaten zeigen meist die von Léger beschriebene und in den Figuren 25—28 dargestellte Gestalt und bewegen sich mit großer Geschwindigkeit durch das Gesichtsfeld. Der Körper erscheint starr, die Geißel vibriert lebhaft. Das Plasma ist gelblich und mit zahlreichen stark lichtbrechenden Körnchen angefüllt; weitere Einzelheiten sind am lebendenden Tier nicht zu erkennen mit Ausnahme einer helleren Partie am Vorderende, die aber nicht deutlich begrenzt erscheint. Die Geißel ist bei passender Abblendung deutlich sichtbar und gleichmäßig dick. Meist kann man eine zweite im Entstehen begriffene Tochtergeißel beobachten, die der Hauptgeißel fest anliegt und sich deren Bewegungen vollkommen anpaßt, also wohl durch eine gewisse Klebrigkeit der Geißeloberfläche mit dieser verbunden ist.

In späteren Stadien der Teilung werden beide Geißeln durch die fortschreitende Längseinschnürung des Vorderendes des Tieres voneinander getrennt und bewegen sich nun unabhängig voneinander, wodurch eine Fortbewegung in bestimmter Richtung vereitelt wird. Allmählich klappen dann die Tochtertiere immer weiter auseinander, bis schließlich die Durchschnürung vollendet ist.

Studium am gefärbten Objekt.

Das Plasma der mit Alkohol fixierten und mit Giemsa's Färbung behandelten Flagellaten ist bläulichgrau und von einem etwas dunkler gefärbten wolkigen Netzwerk durchzogen. Am Vorderende ist die auch am lebenden Tier zu erkennende hellere Partie meist deutlich sichtbar.

Ungefähr in der Mitte des Tieres liegt der Kern, der im Ruhezustand rund ist und ein dunkelrot gefärbtes Caryosom erkennen läßt, von dem aus feine Fäden zu einer Art Kernmembran laufen, die aus miteinander verklebten Chromatinkörnchen besteht. Ähnliche Bilder zeigt die Lith.-E.-H.-Färbung bei Fixierung mit Sublimat-Alkohol. Die Kernteilung wird eingeleitet durch Längsstreckung

des Kernes mit darauf folgender biskuitförmiger Einschnürung (Fig. 26—28), doch will ich hier nicht näher darauf eingehen.

Am Vorderende, innerhalb der helleren Zone liegt der tiefdunkelrot gefärbte Blepharoplast. Er ist kugelig (Fig. 25 und 39), erscheint allerdings meist langgestreckt, weil er meist in Teilung begriffen ist. Fibrilläre Strukturen, die den Körper durchziehen und sich an Kern oder Blepharoplast anheften, habe ich nicht darstellen können; Fig. 46 zeigt offenbar nur ein im Absterben begriffenes Individuum, dessen Körperhülle geschrumpft ist.

Interessant ist die Ausbildung des Geißelapparates, die besonders bei Giemsa-Färbung gut zu studieren ist. Der Deutlichkeit halber habe ich eine Anzahl Flagellaten abgebildet, die sich durch ihre Größe und andere, weiter unten noch zu erwähnende Eigentümlichkeiten von den in den Figuren 25—28 dargestellten Normalformen unterscheiden, in der Ausbildung des Geißelapparates aber vollkommen mit ihnen übereinstimmen.

Von dem stets vor dem Kerne innerhalb der hellen Zone liegenden, im Ruhezustand kugeligen Blepharoplast entspringt der Rhizoplast, der meist stäbchenförmig verdickt erscheint (Fig 42, 44 usw.) und häufig erst in einer kurzen Entfernung vom Blepharoplast sichtbar wird (Fig. 45, 48). An der Körpergrenze verdickt sch meist der Rhizoplast noch zu einem Körnchen (Fig. 38—44), von dem dann die Geißel entspringt, ohne daß durch Zuspitzung des Körpers eine Art undulierender Membran zustande kommt.

Dieser einfache Geißelaparat ist aber selten zu finden (Fig. 25, 38, 39); meist ist er, selbst bei Individuen, deren Hauptkern sich noch vollkommen im Ruhezustand befindet, bereits mehr oder minder weit verdoppelt, da die Zellteilung stets geraume Zeit vorher durch Entstehung eines Tochtergeißelapparates eingeleitet wird. Die Teilung des Blepharoplasten erscheint hantelförmig, doch zweifle ich nicht, daß auch hier eine (nur sehr schwer erkennbare) Mitose vorliegt, wie sie Rosenbusch bei den Trypanosomen festgestellt hat. Oft schon vor der Durchschnürung der Tochterblepharoplasten sproßt aus dem sich abschnürenden Teil ein zweiter Rhizoplast hervor (Fig. 42, 47), aus dem alsbald eine neue Geißel heraustritt (Fig. 26, 40, 43, 44, 45 usw.). Während Patton u. Werner von einer Zweiteilung der Geißel durch Spaltung reden, kann man bei dem Nepaparasiten deutlich das Hervorsprossen der Geißel aus dem neuen Blepharoplasten feststellen. Die Fig. 40, 48 u. 49 zeigen in einwandsfreier Weise die alte Geißel in ihrer normalen Länge und die neue im

Entstehen begriffene. Erschwert wird diese Beobachtung allerdings meist durch das Verkleben beider Geißeln.

Die Fig. 38—49 stammen aus Präparaten, die von dem Darminhalt einiger weniger Nepen angefertigt wurden. In den meisten Tieren findet man nur die in Fig. 25—28 dargestellten Tiere und zwar stets in großen Mengen, so daß man sie wohl als die Normalform des Parasiten bezeichnen kann. Die anderen fallen schon durch ihre Größe und abnorme Gestalt im Leben auf, zeigen aber auch im fixierten und gefärbten Präparat Abweichungen, die der Erwähnung wert erscheinen. Ebenso wechselnd wie ihre äußere Form, die von der Lanzettform ausgehend alle Übergänge bis zur Kugelgestalt durchläuft (Fig. 49), ist die Kernstruktur. Allerdings kommen normale Kernbilder vor, wie sie Fig. 25 zeigt, doch treten daneben bald Kerne auf, in denen das gesamte Chromatin gleichmäßig verteilt ist (Fig. 39), oder in kleinen Klümpchen den Kern erfüllt (Fig. 38), bald solche, die ein an Größe sehr wechselndes Caryosom enthalten, das von chromosomartigen Gebilden umgeben ist (Fig. 40, 41). Wieweit hier Alkoholkonservierung verbunden mit Giemsa-Färbung falsche Bilder gibt, muß einer späteren Untersuchung zur Klarstellung überlassen bleiben. Daß aber die Kerne irgend einer Degeneration anheimgefallen sein müssen, geht aus den Befunden hervor, die in Teilung begriffene Individuen zeigen. In Fig. 42 ist der Teilung des Blepharoplasten und der Verdoppelung des Rhizoplasten die Teilung des Caryosom gefolgt; das übrige Chromatin ist im Kerninnern in kleinen Bröckchen verteilt und nur an der äußeren Kerngrenze stärker angesammelt. Fig. 43 zeigt den zum Vorderende hinaufgerückten Kern in Auflösung begriffen, die beiden Caryosome aber an der den Blepharoplasten zugekehrten Kernseite. In Fig. 44 sind die beiden Caryosome aus den bereits zu formlosen chromatischen Klumpen veränderten Tochterkernen herausgetreten, und die Fig. 45 u. 46 zeigen, daß das gesamte nicht in den Caryosomen angesammelte Kernmaterial verschwindet. Wahrscheinlich wird all dieses Material staubförmig im Körper verteilt, damit der fortschreitenden Auflösung der Kernsubstanz die blaugraue Färbung immer mehr durch einen kräftigen hellroten Farbton verdrängt wird. Die Fig. 45 u. 47 z. B. sind rein hellrot. Über das Schicksal der Caryosome kann ich nichts Bestimmtes aussagen. Ihre Annäherung an den Blepharoplast deutet auf eine Verschmelzung mit diesem, zumal sie keine Spuren der Auflösung zeigen, sondern noch nach Verschwinden des übrigen Kernes fest begrenzt erscheinen. Jedenfalls finden sich Formen (Fig. 47, 49), die rein hellrot gefärbt und

vollkommen hauptkernlos sind. Wie weit solche Formen noch lebensfähig sind, ist unsicher, eine gewisse kurze Lebensdauer wird man ihnen aber nicht absprechen können, da man sie noch in allen möglichen Stadien der Teilung findet. Ob sie, wie das FLU bei gewissen hauptkernlosen Formen der *Crithidia melophagia* tut, als „männliche“ Formen anzusprechen sind, möchte ich bezweifeln, da die Beobachtungen von Copulationen „männlicher“ und „weiblicher“ Formen bei diesen im Darm von Insekten lebenden Flagellaten noch zu unsicher sind. Bis auf weiteres wird man annehmen müssen, daß diese Riesenformen durch ein aus uns unbekannten Gründen beschleunigtes Wachstum in seltenen Fällen entstehen und bald wieder infolge Zugrundegehens des Hauptkernes absterben.

Tiere, in denen auch der Blepharoplast der Auflösung anheimgefallen ist, habe ich nie gefunden. Die kleinen, oben geschilderten Normalformen zeigten als einzige und auch nur seltene Abweichung den Verlust der Geißel bis auf einen kurzen, langsam hin- und herschwingenden Stummel.

Übertragung der Parasiten durch Dauercysten.

Während *Herpetomonas muscae-domesticae* nach v. PROWAZEK (1904) in doppelter Weise auf neue Wirtstiere übertragen werden kann, nämlich durch im abgelegten Kot der Fliegen befindliche „Schleimcysten“ neben denen auch Dauercysten vorkommen, die durch copulierende Individuen gebildet werden, und durch Einwanderung der Parasiten in die Ovarialeier, scheint bei unserem Flagellat, in Übereinstimmung mit den Beobachtungen PATTON's (1908) eine Infektion durch Vererbung ausgeschlossen zu sein. PATTON hat für seine Vermutung den strikten Beweis durch das Experiment geliefert, indem er von *Lygaeus militaris* abgelegte Eier isolierte und daraus parasitenfreie Wanzen zog, die erst infiziert wurden, wenn sie mit kranken Exemplaren zusammengebracht wurden. Bei *Crithidia melophagia* (*Leptomonas melophagia*) hingegen findet nach FLU (1908) wahrscheinlich nur durch Vererbung eine Übertragung statt, da die mit dem Kote etwa abgehenden nackten Ruheformen schnell zugrunde gehen müssen.

Bei *Crithidia* (*Leptomonas*) *gerridis* beschreibt PATTON (1908) Ruheformen, die nach ihm im Kote von *Gerris fossarum* vorkommen und, wenn sie wieder in den Darm einer *Gerris* gelangen, sich zu Flagellaten umwandeln. Als „Dauercysten“ wird man sie nicht

bezeichnen können, da weder aus der Beschreibung noch aus den Abbildungen auf das Vorhandensein einer Cystenmembran geschlossen werden kann. Die im Kote von *Lygaeus* vorhandenen Stadien von Patton's *Herpetomonas* (*Leptomonas*) *lygaei* erinnern eher an Dauercysten, obwohl auch bei ihnen eine feste Schutzmembran nicht erwähnt wird und sie sich, wenn sie von einem *Lygaeus* aufgenommen werden, in dessen Kropf ohne weitere Veränderungen durch Längsteilungen vermehren, ähnlich der Vermehrung der Leishman-Donovan-Körper.

Im Enddarm, bezüglich in dem Kote von *Nepa* fand ich häufig große Mengen von stark lichtbrechenden, sehr kleinen ovalen Körperchen, die sich bei genauerer Untersuchung als Dauercysten der Parasiten herausstellten. Obwohl ich einen Infektionsversuch mittels dieser Cysten bisher noch nicht machen konnte, da mir parasitenfreie Wasserskorpione nicht zur Verfügung standen, scheint die Tatsache der Übertragung der Flagellaten durch die Cysten nicht gut zu bezweifeln zu sein. Die dicht unter der Wasseroberfläche sich aufhaltenden Nepen spritzen ihren dünnflüssigen, meist zahlreiche Cysten enthaltenden Kot in kräftigem Bogen über die Wasseroberfläche hinaus und beschmutzen so die ihnen und ihren Genossen zum Aufenthalte dienenden Wasserpflanzen. Da aber die Nepen selten vereinzelt vorkommen und besonders die junge Brut sich wenig von dem Geburtsorte entfernt, scheint es nicht weiter wunderbar, daß die Infektion schnell um sich greift.

Die Cysten besitzen eine außerordentlich widerstandsfähige Hülle, die nur schwer für Farbstoffe durchlässig ist und sich durch Zerquetschen von dem Inhalte leicht isolieren läßt. In feuchter Kammer halten sie sich Wochen hindurch unverändert. Im gefärbten Dauerpräparate zeigen sie ein von zartem Netzwerk durchzogenes fein granuliertes Plasma (Fig. 29—37), das nur um den Blepharoplast einen hellen Hof freiläßt. Der bläschenförmige Hauptkern erscheint meist homogen (Fig. 29), nur selten befinden sich in ihm in wechselnder Anzahl Kernkörperchen.

Besonders aufmerksam machen möchte ich auf die in den Fig. 31—37 abgebildeten Cysten, in denen Kernteilungen und eventuell auch Kernverschmelzungen zu sehen sind. Es scheint sehr wahrscheinlich, daß hier Stadien einer Autogamie vorliegen; doch ist eine sichere Deutung noch nicht möglich.

Über die Charakterisierung der Gattungen *Herpetomonas* Kent und *Leptomonas* Kent (*Crithidia* Léger).

Léger (1902) betrachtete den *Nepa*-Parasiten als zur Gattung *Herpetomonas* gehörig und benannte ihn *H. jaculum*. Nachdem nun aber v. Prowazek (1904) feststellte, daß *Herpetomonas muscae-domesticae* zwei durch einen zarten Plasmasaum miteinander verbundene Geißeln besitzt, erscheint es nicht angängig, Flagellaten, denen dies Charakteristikum fehlt, in dieselbe Gattung einzureihen. Patton's Behauptung, daß auch *H. muscae-domesticae* normalerweise nur eine Geißel besitzt, und daß v. Prowazek durch den häufig zu beobachtenden Vorgang der Verdoppelung des Geißelapparates als Einleitung der Längsteilung getäuscht worden sei, ist um so weniger stichhaltig, als Werner neben *Herpetomonas* im Stubenfliegenkot eine eingeißelige Flagellatenform gefunden hat, die deutlich schon durch ihre Größe sich von *H. muscae-domesticae* unterscheidet. Es ist also sehr wohl möglich, daß Patton gar nicht *H. muscae-domesticae*, sondern eine andere Form, die wirklich nur eine Geißel besitzt, vor sich gehabt hat.

Zu *Herpetomonas* gehören demnach nur *H. muscae-domesticae* und *H. sarcophagae.* Alle anderen bisher zu der Gattung *Herpetomonas* gezählten Flagellaten sind in einer Gattung zusammenzufassen, für die Chatton u. Alilaire (1908) den Gattungsnamen *Leptomonas* Kent (1881) festlegen. Die von Léger aufgestellte Gattung *Crithidia* zieht man wohl dann am besten ein und stellt die sie repräsentierenden Species ebenfalls zu *Leptomonas*, da die von den Autoren erwähnten Unterschiede zwischen *Leptomonas* und *Crithidia* im Vergleich zu den sogar bei ein und derselben Species auftretenden Abweichungen von dem Normaltyp nur geringfügiger Natur sind. *Leptomonas* umfaßt dann also alle im Insektendarm lebenden Flagellaten, die eine aus einem Blepharoplast entspringende, nach vorn gerichtete Geißel haben, ganz gleich, ob der Blepharoplast in der vorderen oder hinteren Hälfte des Tieres liegt, ob Spuren einer undulierenden Membran vorhanden sind oder nicht.

Der Kala-Azar-Parasit kann natürlich nicht, wie Patton meint, *Herpetomonas donovani*, ebensowenig aber *Crithidia* oder *Leptomonas donovani* benannt werden, weil er, trotz aller verwandtschaftlichen Beziehungen mit den erwähnten Gattungen, immerhin in seiner Entwicklung sich so abweichend verhält, daß man für ihn eine besondere Gattung beanspruchen muß. Er hat demnach *Leishmania donovani* zu heißen.

V. Schlussbemerkungen.

Akzeptieren wir die von Hartmann (1907) in seinem „System der Protozoen“ vorgeschlagene Einteilung der *Flagellata* im engeren Sinne in die Ordnungen der *Protomonadina* Blochmann, *Polymastigina* Bütschli u. Blochmann, *Binucleata* Hartmann, *Euglenoidina* Klebs, *Chromomonadina* Blochman und *Phytomonadina* Blochmann, so haben wir in *Copromonas major* und *Leptomonas jaculum* je einen Vertreter der *Euglenoidina* und *Binucleata* vor uns.

Die *Binucleata* bilden eine in sich geschlossene Gruppe, während, wie Hartmann ausführt, die übrigen Ordnungen einen mehr oder minder ausgeprägten provisorischen Charakter tragen, da infolge unserer geringen Kenntnisse der Entwicklung und des feineren Baues vieler Flagellaten, diese nach oft unwesentlichen äußerlichen Übereinstimmungen in diese oder jene Ordnung gestellt wurden.

In seinen „Flagellatenstudien“ hat v. Prowazek bereits die beiden Punkte hervorgehoben, die für eine Neugruppierung der Flagellaten in Betracht kommen: nämlich Bau des Kernes und Ausbildung des Bewegungsapparates. Wenn auch die Entwicklungshöhe von Kern und Geißelapparat durchaus nicht bei jeder Form auf der gleichen Stufe stehen wird, so wird doch z. B. bei einer Gruppe mit kompliziertem Kernbau der Bewegungsapparat nicht so konstruiert sein wie der von niederen Flagellaten.

Für die Entscheidung, ob ein Tier einen Kern von primitivem oder kompliziertem Aufbau besitzt, kommt der Begriff des Kerndualismus in Betracht, wie ihn, angeregt durch Schaudinn, Hartmann und v. Prowazek (1907) aufgestellt haben. Sie unterscheiden im Protozoenkern einen lokomotorischen und einen trophischen Teil. Der primitivste, und wahrscheinlich auch phylogenetisch älteste Kern ist der, in dem keinerlei Differenzierung im Ruhezustande zu erkennen ist, also trophisches und lokomotorisches Kernmaterial gleichmäßig miteinander vermischt ist. Dementsprechend ist auch die Kernteilung primitiv. Die Geißel entspringt direkt aus dem Kern. Die nächst höhere Entwicklungsstufe zeigt die Anfänge der Sonderung der Kernsubstanzen. Ein Caryosom hat hauptsächlich lokomotorische Funktion, während das außerhalb des Caryosoms in der Kernsaftzone angeordnete Chromatin trophisch tätig ist. Auch bei diesen Formen scheint die Geißel oft noch aus dem Kern, und zwar entsprechend der eingetretenen Arbeitsteilung aus dem Caryosom zu entspringen. Weiterhin kann an dem Kern noch eine Kernmembran auftreten.

Wird der Geißelapparat komplizierter, so tritt zunächst ein Basalkorn auf, das höchstwahrscheinlich aus dem Caryosom oder vielmehr dem im Caryosom verborgenen Centriol seinen Ursprung genommen hat und mit ihm noch durch eine Fibrille, den Rhizoplasten in Verbindung steht. Daß auch bei niederen Flagellaten bereits ein Centriol vorkommt, wird durch die Untersuchungen von HARTMANN und NÄGLER, die es bei allen von ihnen untersuchten Amöben fanden, wahrscheinlich gemacht.

Weiter wird das Basalkorn unabhängiger vom Kern. Die dauernde Verbindung zwischen beiden schwindet. Bei *Copromonas major* geht das Basalkorn vor der Zellteilung zugrunde, und aus den beiden Tochtercentriolen schnürt sich je ein neues Korn ab, das die neue Geißel produziert. Anders noch ist es bei *Copromonas subtilis*. Hier geht vor der Zellteilung nur die Geißel verloren, während das alte Basalkorn durch hantelförmige Teilung in die beiden neuen zerfällt.

Am interessantesten aber liegen die Verhältnisse bei den *Binucleata*. Der Kerndualismus besteht hier nicht nur in der Scheidung von Caryosom und Außenchromatin, sondern der durch heteropole Teilung aus dem Hauptkern entstandene Blepharoplast ist Ursprung der zur äußeren Fortbewegung dienenden Geißeln und etwaigen undulierenden Membran. Vom Basalkorn unterscheidet sich der Blepharoplast durch seine Zusammensetzung aus trophischem und lokomotorischem Kernmaterial. Diese Zusammensetzung erklärt auch das Vorkommen hauptkernloser Flagellaten. Denn da der Blepharoplast auch trophische Kernbestandteile enthält, wird er imstande sein, wenigstens einige Zeit die Ernährung der Zelle aufrechtzuerhalten.

Von den hauptsächlich im Insektendarm lebenden Parasiten (*Herpetomonas*, *Leptomonas*) kann man die im Blutserum von Wirbeltieren sich bewegenden Flagellaten ableiten, die Trypanosomen. Ihre abweichende Gestalt, die durch das Herabrücken des Blepharoplasten nach dem Hinterende bedingt ist, ist wohl nur eine sekundäre Anpassung an ihre Lebensweise. Eine Verbindung zwischen ihnen und den Insektendarmparasiten ergibt sich daraus, daß letztere meist in stechenden und saugenden Insekten vorkommen und demnach sehr oft bei dem Saugakt in das Blutgefäßsystem der überfallenen Wirbeltiere gelangen mußten. Ein weiterer Beweis für die nahe Verwandtschaft beider Gruppen erscheint mir darin, daß die Formen, die sich aus in Blutagar übertragenen Blutparasiten entwickeln, eine richtige *Leptomonas*-Gestalt annehmen durch Herauf-

rücken des Blepharoplasten nach vorn und damit verbundener Rückbildung der Saumgeißel.

Geben die *Binucleata* ihre selbständige Fortbewegung durch Geißeln ganz oder in einem Teil ihres Lebens auf, so beginnt die Rückbildung des lokomotorischen Kernes. *Haemoproteus noctuae* zeigt noch oft einen kleinen, in der Nähe des Kernes liegenden Blepharoplast (Fig. 56—58), der zuweilen noch durch eine Fibrille mit dem Caryosom in Verbindung steht und so auf seinen Ursprung aus dem Caryosom hindeutet. Auch bei dem *Proteosoma* der Vögel hat Hartmann in einigen Fällen einen Blepharoplast entdeckt. Bei *Leucocytozoon ziemanni* liegt am Rande des großen blassen, von einer schmalen Kernsaftzone umgebenen Caryosoms ein dunkelgefärbter Blepharoplast (Fig. 50—53), der auch an den im Gametocyten vor sich gehenden Kernteilungen Anteil nimmt (Fig. 52).[1]) Bei den menschlichen Malariaparasiten ist der Blepharoplast nach Hartmann wieder vom Hauptkern aufgenommen worden, scheint aber in seltenen Fällen aus ihm herauszutreten.

Wir sehen, wie in diesem Falle der Begriff des Kerndualismus befruchtend auf die Erkenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse von Formengruppen gewirkt hat, die bisher im System weit voneinander entfernte Plätze angewiesen bekommen hatten; Sache weiterer Einzelforschungen wird es sein, das Material zum weiteren Ausbau des Systems der Flagellaten zu liefern, das heute erst in den Hauptzügen skizziert werden kann.

VI. Literatur-Verzeichnis.

Awerinzew, S.: Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten. Zool. Anz. Vol. XXXI 1907.
Blochmann, F.: Kleine Mitteilungen über Protozoen. Biol. Centralbl. Vol. XIV 1894.
—: Über die Kernteilung bei Euglena. Ibid.
—: Die mikroskopische Tierwelt des Süßwassers. Abt. I: Protozoa. Hamburg 1895.
Bütschli, O.: Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten und einiger verwandter Organismen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. XXX 1878.
—: Mastigophora. in: Bronn's Klassen u. Ordn. d. Tierreichs 1885—87.

[1]) Die hier abgebildeten Figuren von *Haemoproteus* und *Leucocytozoon* stammen aus Präparaten, die nach feuchter Fixierung mit der Lith.-E.-H.-Färbung behandelt wurden.



CHATTON, E. et ALILAIRE, E.: Coexistence d'un Leptomonas (Herpetomonas) et d'un Trypanosoma chez un muscide non vulnérant, Drosophila confusa Staeger. C. R. Soc. Biol. 1908.

CIENKOWSKI, L.: Beiträge zur Kenntnis der Monaden. Arch. f. mikr. Anat. Vol. I 1865.

—: Über Palmellaceen und einige Flagellaten. Ibid. Vol. VI 1870.

CIENKOWSKI, D. D.: On the Development of Certain Microscopic Organisms occuring in the Intestinal Canal. Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. XXI 1881.

DALLINGER, W. H. and DRYSDALE, J.: Researches on the Life-History of the Monars. Several Papers, Monthly Micr. Journ. Vol. X—XII 1873—75.

DANGEARD, P. A.: Recherches sur les Cryptomonadinae et les Euglenae. Le Botaniste. 1e année 1888.

—: Sur les Chlamydomonadinées. C. R. Ac. Sci. Paris Vol. CXXVII 1898.

—: Mémoire sur les Chlamydomonadinées. Le Botaniste. 6 année 1898.

—: Etude sur la Structure de la Cellule et ses Fonctions. Le Polytoma uvella. Ibid. 8 série 1901.

—: Recherches sur les Eugléniens. Ibid. 8 série 1902.

—: Observations sur le Monas vulgaris. C. R. Ac. Sci. Paris Vol. CXXXVI 1903.

DOBELL: The Structure and Life-History of Copromonas subtiles nov. gen. nov. sp. The Quart. Journ. of Micr. Sci. Vol. 52 January 1908.

FISCH, G.: Untersuchungen über einige Flagellaten und verwandte Organismen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. XLII 1885.

FISCHER, A.: Über die Geißeln einiger Flagellaten. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot. Vol. XXVI 1894.

FLU, P. C.: Über die Flagellaten im Darm von Melophagus ovinus. Arch. f. Protistenk. Bd. XII 1908.

Francé, R.: Die Polytomeen, eine morphologisch-entwicklungsgeschichtliche Studie. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot. Vol. XXVI 1894.

GOLDSCHMIDT, R.: Lebensgeschichte der Mastigamöben Mastigella vitrea n. sp. und Mastigina setosa n. sp. Arch. f. Protistenk., Suppl. I, Festband f. R. HERTWIG 1907.

HARTMANN, M. (1904): Die Fortpflanzungsweisen der Organismen usw., zugleich vorläufige Mitteilung über die Dicyemiden. in: Biol. Centralbl. 1904.

— (1907a): Praktikum der Protozoologie. in: KISSKALT u. HARTMANN, Prakt. d. Bakt. u. Protozool. Jena.

— (1907b): Das System der Protozoen, zugleich vorläufige Mitteilung über Proteosoma. in: Arch. f. Protistenk. Bd. X.

HARTMANN u. v. PROWAZEK (1907): Blepharoplast, Caryosom und Centrosom. Ibid. Bd. X.

HARTMANN u. NÄGLER (1908): Copulation bei Amoeba diploidea n. sp. mit Selbständigbleiben der Gametenkerne während des ganzen Lebenscyclus. in: Sitz.-Ber. Gesellsch. naturf. Freunde 1908.

KEUTEN, J.: Die Kernteilung von Euglena viridis EHRBG. Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. LX 1895.

KHAWKINE, W.: Recherches Biologiques sur l'Astasia ocellata n. sp. et l'Euglena viridis EHRBG. Ann. Sci. Nat. (Zool.) 6 série 19, Art 7 1885, und 7 série 1 Art. 6 1886.



Klebs, G.: Über die Organisation einiger Flagellaten-Gruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. Untersuch. a. d. bot. Inst. Tübingen Vol. 1 1883.

Krassilstschik, J.: Zur Entwicklungsgeschichte und Systematik der Gattung Polytoma. (Vorl. Mitteil.) Zool. Anz. 5. Jahrg. 1882.

Maier, H. N.: Über den feineren Bau der Wimperapparate der Infusorien. Arch. f. Protistenk. Bd. II 1903.

Meyer, H.: Untersuchungen über einige Flagellaten. Rev. Suisse Zool. Genève Vol. V 1897.

Patton, W. S.: The Life-Cycle of a species of Crithidia parasitic in the intestinal tract of Gerris fossarum. Arch f. Protistenk. Bd. XII 1908.

—: Herpetomonas lygaei. Arch. f. Protistenk. Bd. 13 1908.

Plenge, H.: Über die Verbindungen zwischen Geißel und Kern bei den Schwärmerzellen der Mycetozoen und bei Flagellaten, und über die an Metazoen aufgefundenen Beziehungen der Flimmerapparate zum Protoplasma und Kern. Verh. naturhist.-med. Ver. Heidelberg N. F. Vol. VI 1899.

Prowazek, S. v.: Vitalfärbungen mit Neutralrot an Protozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. LXIII 1897.

—: Protozoenstudien. II. Arb. a. d. Zool. Inst. d. Univ. Wien Vol. XII 1900.

—: Kernteilung und Vermehrung der Polytoma. Öster. bot. Zeitschr. Vol. LI 1901.

—: Flagellatenstudien. Arch. f. Protistenk. Bd. II 1903.

—: Die Entwicklung von Herpetomonas. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte Vol. XX 1904.

—: Die Kernteilung des Entosiphon. Ibid.

—: Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten. Ibid. Vol. XXI 1904.

Roubaud, E.: Sur un nouveau Flagellé, parasite de l'intestin des Muscides, au Congo francais. C. R. Soc. Biol. 1908 1 p. 1106.

—: Leptomonas mesnili n. sp.; nouveau flagellé à formes trypanosomes de l'intestin de Muscides non piqueurs. C. R. Soc. Biol. 1908 2 p. 39.

Schaudinn, F.: Camptonema nutans nov. gen. nov. sp., ein neuer mariner Rhizopode. Sitz.-Ber. Akad. Berlin Vol. II 1894.

—: Über das Centralkorn der Heliozoen, ein Beitrag zur Centrosomenfrage. Verh. deutsch. zool. Ges. 1896.

—: Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochäte. (Vorl. Mitteil.) Arb. a. d. kais. Gesundheitsamte Vol. XIX 1902.

—: Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. (Vorl. Mitteil.) Ibid. 1903.

Schulze, F. E.: Rhizopoden-Studien. V. Arch. f. mikr. Anat. Vol. XI 1875.

Senn, G.: Flagellata in Engler und Prantl's Pflanzenfamilien. Leipzig 1900.

Steuer, A.: Über eine Euglenoide (Eutreptia) aus dem Canale Grande von Triest. Arch. f. Protistenk. Bd. III 1904.

Stokes, A. C.: The Food-habit of Petaiomonas. Sci. Gossip 1886.

Wager, H.: On the Eye-spot and Flagellum in Euglena viridis. Journ. Linn. Soc. Vol. XXVII 1899.

Werner, H.: Über eine eingeißelige Flagellatenform im Darm der Stubenfliege. Arch. f. Protistenk. Bd. XIII p. 19 1908.

Wilson, E. B.: The Cell in Development and Inheritance. New York 1900.

VII. Tafelerklärung.

Sämtliche Figuren sind bei Zeiss homog. Imm. 2 mm apochrom. und mit dem Kompensationsocular 18 mit dem Abbé'schen Zeichenapparat entworfen bei 165 mm Tubuslänge. Die Vergrößerung ist ungefähr 2800fach. Nur die beiden Figg. 50 und 51 sind mit dem Kompensationsocular 12 entworfen und besitzen eine ungefähr 2000fache Vergrößerung. Die Figuren sind nach mit Lithium-E. H. gefärbten Deckglaspräparaten gezeichnet mit Ausnahme der Fig. 38—49, die nach Giemsa's Methode gefärbt wurden.

Fig. 1—24. *Copromonas major* n. sp.

Fig. 1—14. Längsteilung von *C. major*.

Fig. 3 und 4. Auftreten der Äquatorialplatten.

Fig. 5, 10, 11. Entstehung der Tochtergeißeln.

Fig. 7. Kernspindel (mit Chromosomen?).

Fig. 8. Präparat mit gewöhnlichem Eisenhämatoxylin gefärbt, daß eine amitotische Teilung vortäuscht.

Fig. 14. Vollendete Teilung, erkennbar durch die noch nicht abgeschlossene Neuordnung der Kernsubstanzen und den links unten hervortretenden zipfelförmigen Anhang.

Fig. 15—18. Copulationsstadien.

Fig. 16. Erste Reduktionsteilung.

Fig. 17. Zugrundegehen zweier Reduktionskerne.

Fig. 20—24. Anormale Drehung der Kernspindel um 90°.

Fig. 25—28. Normalformen von *Leptomonas jaculum* Léger.

Fig. 29—37. Dauercysten aus dem Kote resp. Enddarm von *Nepa cinerea* L.

Fig. 38—49. Durch Gestalt, Kernstruktur und andere Merkmale von den Normalformen abweichende Parasiten.

38—41. Verschiedene Kernformen; Verdoppelung des Geißelapparates.

Fig. 41. Teilung des Blepharoplasten und Entstehung des Tochterrhizoplasten.

Fig. 42—46. Zugrundegehen der Hauptkernes.

Fig. 47 und 49. Hauptkernlose Formen.

Fig. 48. Bau des Geißelapparates.

Fig. 50. *Leucocytozoon ziemanni* (männliche Form mit großem Kern).

Fig. 51. „ „ (weibliche Form mit kleinem Kern).

Fig. 52. „ „ (Macrogametocyt mit Blepharoplast- und Centriolenteilung?).

Fig. 53. „ „ (Microgametocyt).

Fig. 54—60. *Haemoproteus noctuae.*

Fig. 54 u. 55. Gametocyten.

Fig. 56—60. Verschiedene Wachstumsstadien der intraglobulären Parasiten.

Fig. 56—58. Parasiten mit kleinem Blepharoplast.

(Aus dem Königl. Institut für Infektionskrankheiten in Berlin.)

Versuche und Beobachtungen über die Entwicklung von *Trypanosoma lewisi* in der Rattenlaus *Haematopinus spinulosus.*

Von

Capt. **F. S. H. Baldrey,** J. C. V. D.

(Hierzu 2 Textfiguren.)

Das Ziel der vorliegenden Untersuchungen war die v. PROWAZEK für das Rattentrypanosom beschriebene geschlechtliche Entwicklung in der Laus nachzuprüfen und zu versuchen, ob und wie die Rückübertragung durch die Laus vor sich ginge. Im Hinblick auf die noch nicht geklärte Rolle der Glossinen bei den tier- und menschenpathogenen Trypanosomen und der in letzter Zeit vielfach bestrittenen Annahme einer Entwicklung in diesen Insekten, erschien eine Bestätigung der PROWAZEK'schen Angaben und womöglich eine exakte Feststellung der Rückimpfung von größter Wichtigkeit.

Zu Anfang stellte sich bei der Untersuchung einer beträchtlichen Anzahl weißer Laboratoriumsratten und ihrer Läuse heraus, daß die größere Anzahl der Ratten bereits mit *Trypanosoma lewisi* in chronischer Form infiziert oder immun war. In den aus diesen Läusen angefertigten Präparaten fanden sich keine Sexualformen, so daß es nicht möglich war, dem vorgenommenen Ziel, der Feststellung der Entwicklung des *Tryp. lewisi*, näher zu kommen. PROWAZEK hat schon angegeben, daß weiße, chronisch infizierte Ratten sich ebenso verhalten wie wilde Ratten, d. h. all die Trypano-



somenformen, die im Darm der Läuse gefunden werden, sind neutral oder indifferent. Um Geschlechtsformen zu erhalten, muß man frisch infizierte Ratten haben oder Läuse, die vorher an uninfizierten Ratten gesogen haben.

Bei den folgenden Versuchen sind nur frische, gesunde Ratten und Mäuse verwandt worden, die sicher frei von Trypanosomen waren.

Alle Versuchstiere wurden gründlich gewaschen und von Läusen befreit. Dann gelangten sie einzeln in gut gereinigte Gläser, wo sie vor der Berührung mit anderen Ratten oder mit irgend welchen Insekten sicher waren. Eine Infektion konnte also nur durch die absichtlich angesetzten Läuse erfolgen.

Einige Ratten wurden intraperitoneal mit virulentem Blute geimpft und die Inkubationsdauer nach einem derartigen Verfahren auf 4—5 Tage festgestellt.

Gleichzeitig wurden etwa je 100 Läuse, die an Trypanosomen aufweisenden Ratten gesessen hatten, auf eine der gewaschenen gesunden Ratten (Nr. 3) und eine ebensolche Maus übertragen.

Von der Maus setzte man jeden Tag 10 Läuse auf eine neue gesunde Ratte. (Gewöhnlich wurde eine Laus beim Übertragen verletzt und starb.) Alle Tiere wurden während der ganzen Dauer der Untersuchung streng isoliert gehalten und ihr Blut täglich genau geprüft.

Bei der Ratte (Nr. 3), auf die direkt ungefähr 100 infizierte Läuse gesetzt worden waren (siehe oben), traten am 5. Tage Trypanosomen im Blute auf. Dies beweist eine direkte, rein mechanische Übertragung durch die Laus, wie sie ähnlich für *Trypanosoma gambiense* (DUTTON, MINCHIN) angegeben wird.

Bei verschiedenen Kontrollfällen und bei Verwendung von nur wenigen Läusen, wurde kein Resultat dieser Art erreicht; dies weist darauf hin, daß die direkte (mechanische) Übertragung nicht die gewöhnliche ist. Auch der Umstand, daß eine Infektion in der Weise nur bei Verwendung einer außerordentlich großen Zahl von infizierten Läusen gelingt, spricht dafür.

Dies wird natürlich erscheinen bei Betrachtung der Anatomie und Gewohnheiten der Laus. Dies Insekt unterscheidet sich von der Stechfliege durch Fehlen der langen Proboscis, in der sich das gesogene Blut sammeln kann, und normalerweise müßte alles gleich in den Darmkanal gelangen. Ferner wird eine Laus beim Saugen meist nicht unterbrochen und wenn sie damit fertig, fällt sie gewöhnlich nicht von dem Tiere, an dem sie gesogen, ab; und selbst

wenn das der Fall wäre, würde sie nach einer vollen Mahlzeit für 2 Tage nicht wieder Nahrung gebrauchen, so daß die Möglichkeit direkter Übertragung normalerweise sehr gering ist. Bei der oben erwähnten Ratte (Nr. 3) wurden viele Läuse mit Gewalt von dem infizierten Tier auf ihren Körper direkt übertragen, so daß die Möglichkeiten direkter Übertragung wuchsen. Später werden wir sehen, daß normale Infizierung durch Läuse eine viel längere Inkubationszeit in Anspruch nimmt und hieraus kann man den Schluß ziehen, daß das *Trypanosoma* in dem Körper der Laus eine Entwicklung durchmacht. Dies ist um so gewisser, als es sehr selten ist, daß man Trypanosomen im Körper einer infizierten Laus 24 Stunden nach dem Saugen findet.

Von größter Bedeutung ist aber das bei einer anderen Ratte (Nr. 5) erzielte Resultat. Dieser waren 10 Läuse angesetzt worden, die zuerst auf einem infizierten Tier und dann 2 Tage auf einer uninfizierten Maus gesessen hatten (siehe oben).

In den ersten darauf folgenden 13 Tagen blieb die Ratte trypanosomenfrei; am 14. Tage fanden sich im Blute vereinzelte Trypanosomen, am 17. waren sie schon in großen Mengen zu sehen.

Diese erfolgreiche Übertragung bei den angegebenen Vorsichtsmaßregeln beweist wohl einwandsfrei, daß das *Trypanosoma lewisi* im Körper der Laus eine Entwicklung durchmachen muß. Denn eine einfache mechanische Übertragung hat in dem beschriebenen Falle nicht stattfinden können.[1])

Sobald die Ratten zahlreiche Trypanosomen im Blute zeigten, wurden Läuse von ihnen abgenommen und täglich untersucht. Es ist notwendig, die Laus zu sezieren und die Eingeweide in physiologische Kochsalzlösung zu legen; ein Ausstrich wird schnell gemacht, in heißem Sublimatalkohol (Schaudinn) fixiert und nach der Rosenbusch'schen Modifikation der Heidenhain-Methode gefärbt. Frische Deckglaspräparate wurden ebenfalls gemacht. Bei diesen Untersuchungen waren die 3 von Prowazek beschriebenen Formen, indifferente, männliche und weibliche zu erkennen. Die größere Anzahl der beobachteten Formen ist indifferent und kann daran erkannt werden, daß das Protoplasma sich nicht färbt und daß Kern und Blepharoplast die Neigung haben, sich nach den Enden hinzuziehen. Diese Formen sterben augenscheinlich im Darm der Läuse sehr schnell ab; man kann diese sehen an den verwachsenen dichten

[1]) Herr Stabsarzt Dr. Bensen hat inzwischen noch weitere positive Übertragungsversuche in derselben Weise erzielt.



Kernen, die sich gleichmäßig dunkel färben und keine helle Kernsaftzone aufweisen. Dasselbe ist der Fall beim Blepharoplasten und diese Färbung läßt vermuten, daß es sich um Organismen handelt, die schon vor der Fixierung verändert oder im Absterben waren.

Die undulierende Membran, richtiger die Saumgeißel, scheint sehr widerstandsfähig zu sein, aber der Körper ist allgemein vergrößert und hat keine bestimmte Außenlinie. Viele Kerne findet man frei liegend, von dem dazu gehörigen Körper und der Geißel ist dabei nichts mehr zu sehen.

Die weiblichen Formen (Fig. 1 a) sind gewöhnlich groß mit einem deutlichen runden Kern, der wiederum ein deutliches Caryosom enthält; der Blepharoplast gleicht ihm, ist nur bedeutend kleiner. Der Kern liegt meist in der Körpermitte, der Blepharoplast liegt der Mitte näher, wie bei den Blutformen. Das Protoplasma des Körpers färbt sich schwach und enthält manchmal Einschlüsse. Die Saumgeißel liegt dem Körper dicht an und ist daher verhältnismäßig gestreckt, etwas undeutlich und kurz.

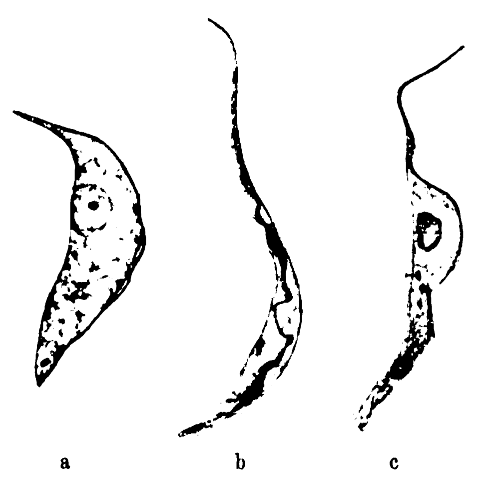


Fig. 1. Geschlechtsformen und Copulation von *Trypanosoma lewisi* aus der Rattenlaus am 2.—3. Tage nach der Infektion; a weibliche Form, b männliche Form, c Copulation. Nach Präparaten von Baldrey bei Zeiss Obj. 2 mm und Comp. Oc. 18 mit dem Abbé'schen Zeichenapparat in Objekttischhöhe gezeichnet von M. Hartmann.

Die männlichen Formen (Fig. 1 b) sind ebenso lang wie die weiblichen, aber sehr viel schmaler, der Kern liegt anfangs am Übergang vom 2. zum 3. Drittel des Körpers und färbt sich sehr stark. Später ist er, was besonders auffallend ist und was auch

Prowazek beschrieben und abgebildet hat, langgezogen, dehnt sich nach vorn aus und hat einen welligen Rand. Der Blepharoplast ist dicht und das Protoplasma zwischen Blepharoplast und Kern färbt sich dunkler als beim Weibchen. Die Saumgeißel ist sehr scharf und die Endgeißel ist sehr lang.

Deutliche Bilder von Copulation sind sehr selten, aber unzweifelhaft kommt sie vor. Ich habe lange männliche Formen in direkter Anlagerung an die weiblichen Formen gefunden und das Hinterende der männlichen scheint dabei in das Hinterende der weiblichen Form eingelagert (Fig. 1c). Jedenfalls geschieht die Vereinigung immer am Hinterende, wie es auch Prowazek abbildet. Es scheint, als ob bei der Copulation nur die beiden Kerne des ♂ in den weiblichen Gameten überwandern und daß der Rest des Männchens (Periplast und Geißel) sehr schnell degeneriert und verschwindet.

Unmittelbar hiernach gehen plötzliche Veränderungen in der befruchteten weiblichen Form — „Zygote" — vor. Die Hauptkerne und Blepharoplaste scheinen zu verschmelzen, wobei der Blepharoplast doppelt erscheint; die eine Hälfte davon ist das männliche Element, das sie umgebende Protoplasma wird sehr dicht, und die Dichtigkeit reicht bis zum Kern. Es findet eine bemerkenswerte Zusammenziehung statt, so daß der Kern und der doppelte Blepharoplast viel näher zusammen rücken. Die schon vorher undeutlich undulierende Saumgeißel verschwindet gänzlich und nur ein schwacher Anhaltspunkt an die Ansatzstelle der freien Teile der Geißel ist manchmal noch sichtbar.

Später rückt der befruchtete Blepharoplast in den Kern, kann aber in ihm neben dem Caryosom als selbständiger Körper deutlich unterschieden werden. In diesem Stadium ist die Geißel völlig verschwunden und man kann die „Zygote" einen Ookineten nennen (Fig. 2a u. b). Die Entstehung des neuen Blepharoplast aus dem einkernigen Ookineten haben wir nicht gefunden; doch ist wohl an der Darstellung von Prowazek nicht zu zweifeln. Dagegen konnte das weitere Schicksal genauer verfolgt werden, als es bisher der Fall war. Der neue Blepharoplast bläht sich auf und verdickt sich, um sich zu teilen und scheint dann ein oder zwei längslaufende Geißelfäden zu entwickeln, die durch den vorderen Teil des Ookineten ziehen und freie Geißeln werden (Fig. 2c). Bildet sich mehr als eine, so sieht man den Kern sich ebenso teilen, wie den Blepharoplasten, aber der letztere beginnt in jedem Falle mit der Teilung. So entstehen eine Anzahl von Individuen, welche genau den in der

Kultur beobachteten *Crithidia-*(*Leptomonas-*)Formen gleichen. Durch fortgesetzte Teilung werden dieselben immer kleiner (Fig. 2d u. e). Diese kleinen *Crithidia-*(*Leptomonas-*)Formen findet man gewöhnlich am 6.–8. Tage in der Leibeshöhle der Laus, von wo aus sie wahrscheinlich die Beißorgane des Insekts erreichen und sich so in dieser Form Eingang in die Ratte verschaffen, wo sie wieder die gewöhnliche Form des *Tryp. lewisi* annehmen.

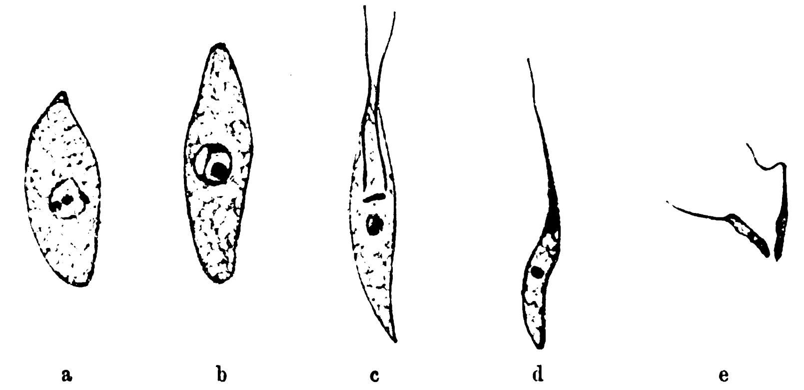


Fig. 2. Ookineten und *Crithidia*-Formen aus der Rattenlaus. a u. b Ookineten aus dem Darm, c Teilung einer großen *Crithidia*-Form aus dem Darm am 6. Tage nach der Infektion, d u. e kleine *Crithidia*-Formen aus der Leibeshöhle am 9. Tage nach der Infektion. Nach Präparaten von Baldrey bei Zeiss Obj. 2 mm und Comp. Oc. 18 mit dem Abbé'schen Zeichenapparat in Objekttischhöhe gezeichnet von M. Hartmann.

Dieser Cyclus nimmt im ganzen eine Zeit von 7 oder 8 Tagen in Anspruch. Differenzierte Formen werden im Darm der Laus gesehen am 1. bis 3. Tage, nachdem die Ratte zuerst zahlreiche Parasiten im Blut gezeigt hat. Zygoten- und Ookinetenformen sieht man vom 4.—6. Tage, und die folgenden Formen sieht man entweder in den Darmwänden oder in der Leibeshöhle der Laus vom 6.—9. Tage. Erinnert man sich, daß die Inkubationszeit bei dem Versuch der Ratte V 14 Tage von der Zeit ab dauerte, wo ihr Läuse angesetzt waren, so deckt sich diese Zeit mit den entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen in der Laus, da ja die hinzukommenden 4 oder 5 Tage notwendig sind für die Entwicklung der Trypanosomen in der Ratte vom Zeitpunkt ihrer Infektion.

Zusammenfassung.

In der Rattenlaus *Haematopinus spinulosus* findet eine Entwicklung des *Tryp. lewisi* statt, die 8—10 Tage in Anspruch nimmt. Die

Infektion geschieht von der Laus aus durch eine sehr kleine *Crithidia*-ähnliche Form des *Trypanosoma.* Die Inkubationszeit in der Ratte währt 3—5 Tage. Diese geschlechtliche Entwicklung vollzieht sich nicht mit Sicherheit und Regelmäßigkeit wie bei den Malariaparasiten, geht aber unzweifelhaft in diesem besonderen Organismus vor sich.

Bemerkung.

Ich möchte Herrn Dr. Hartmann meinen besonderen Dank aussprechen für das große Interesse, das er an dieser Arbeit genommen hat und für die große Hilfe, die er mir bei meinen Untersuchungen in jeder Weise hat zuteil werden lassen. Zu Beginn der Arbeit war ich sehr skeptisch in bezug auf die Annahme einer Entwicklung der Trypanosomen, aber durch die Ausdauer und die Anregung Dr. Hartmann's, wurde ich zu der Überzeugung von dem Vorhandensein des Cyclus in der Laus gebracht. Ebenso möchte ich den Herren Dr. Bensen und Rosenbusch für die viele freundliche Hilfe bei den Einzelheiten der Arbeit meinen Dank sagen.

(From the King Institute of Preventive Medicine, Madras.)

The Life cycle of a Species of *Crithidia* Parasitic in the Intestinal Tracts of *Tabanus hilarius* and *Tabanus sp.?*

By
Captain **W. S. Patton,** M. B., Edin., I. M. S.

(With Plate XXX and 2 Text Figures.)

Introduction.

In a recent paper in these Archives (1) I gave a detailed description of the life cycle of a species of *Crithidia (C. gerridis)* parasitic in the alimentary tract of *Gerris fossarum.* I was able to shew that the parasite begins its life cycle as a round or oval body similar to the encysted forms passed out in the excreta of infected bugs; as it develops, the flagellum forms at the margin of its body in close proximity to the blepharoplast, and that instead of at once projecting freely from the parasite grows round its border and in suitably stained preparations is seen to be attached to the body of the parasite by a narrow undulating membrane. On the flagellum increasing in length it eventually protrudes freely the undulating membrane apparently ceasing at this point. From a study of all the stages between the young round flagellates and the nearly mature elongated forms it was evident that the anterior ends of the latter are drawn out along the flagella which are attached for a considerable length to their bodies. The adult flagellate is attenuated at both extremities, the anterior end being particularly so, and

when separated from the flagellum is seen as a thin strand of blue-staining protoplasm terminating in a pointed extremity. The blepharoplast usually lies close to the nucleus, which is situated about the centre of the body of the parasite. The flagellates after passing down the alimentary tract of the bug shorten and finally round up, the flagellum being at the same time shed and the resulting bodies, consisting of a nucleus and blepharoplast, are passed out in the faeces.

According to LÉGER (2) the genus *Crithidia* is distinguished from the genus *Herpetomonas* by the short oat-like pyriform bodies of *Crithidia fasciculata* which are seen attached in bundles to the intestinal epithelium of *Anopheles maculipennis;* and in his description of the parasite he figures this stage as well as the adult flagellate which has all the appearances of the similar stage of *C. gerridis.* I (1) have however pointed out that the short pyriform bodies represent the immature stages of *Crithidia fasciculata* and as such they vary considerably and may readily be confused with the similar stages of a *Herpetomonas.* A reference to a recent paper by NOVY, MACNEAL and TORREY (3) will shew that by following LÉGER's description of the genus they have named a true *Crithidia*, a *Herpetomonas.* In Plate II figure 1 of their paper they give an excellent picture of the young stage of a *Crithidia*, the flagellum has become free and the anterior end is elongating, and in Plate 12 figures 2 and 4 they have photographed the adult stage of the same parasite. These photographs should be compared with my drawings of *Crithidia gerridis* and those of the parasite described in the present paper and it will then be clear that the flagellate described by NOVY and his collaborators as *Trypanosoma* (*Herpetomonas*) *culicis* is a true *Crithidia* and is in all probability identical with LÉGER's *Crithidia fasciculata* and the parasite identified by them as *Crithidia fasciculata* is a typical *Herpetomonad* such as I (4) have described from *Culex pipiens.*

In the present paper I propose giving a description of the life history of a species of *Crithidia* commonly found here in two blood-sucking Tabanids. Apart from the interest attaching to the morphology of the parasite it is of importance to study its life cycle as it may quite easily be confused with some *Haemoflagellate.* Tabanids are suspected by competent observers (5) as being the possible transmitters of *Trypanosoma evansi*, *Trypanosoma equinum*, the *trypanosome* of horses of Annam, and the *trypanosomes* of the French Soudan and Algeria. For instance it may be described as the

extracorporeal development of *T. evansi* especially as these flies feed on horses and mules and this view would be further strengthened by the fact that the parasite is only found here in the two Tabanids which suck blood, whereas it has never been seen in three other species which live on the juices of plants and flowers. A further point of interest is that the majority of specimens of the two blood-sucking Tabanids caught in this Institute had fed on the calves of the Vaccine Section, a large percentage of which are infected with *Piroplasma*, so that it may even be supposed that this flagellate represents the development of a bovine *Piroplasma* such as Miyazima (6) has described from Japan.

Our knowledge of the flagellates of Tabanids is limited to Léger's (7) short accounts of *Crithidia minuta* from *Tabanus tergestinus* and *Crithidia subulata* [1]) from *Tabanus glaucopis*. In his description of the former Léger recognised the usual two types, a small truncated form and a longer pyriform flagellate.

His figures clearly shew the points I have drawn attention to viz., the attachment of the flagellum to the body of the parasite by a narrow undulating membrane, the attenuated anterior end and the central position of the blepharoplast. Similar appearances are seen in the case of *Crithidia subulata*, the adult form of which however is much more acicular in shape. Léger makes no mention of the encystment of his flagellates nor does he refer to the method by which the flies become infected; he however suggests that the *Crithidia* of mosquitoes and blood-sucking flies may have some connection with the *trypanosomes* of vertebrates.

In the present paper I am able to give a complete description of the flagellate of these biting flies and at the same time to suggest the most probable way they become infected; this is not only of considerable interest, but as will be seen later throws light on the life histories of the flagellates of the *Glossinae*.

Material and Methods.

The two Tabanids, [2]) *T. hilarius* and *T. sp.?* were readily caught with a small net while resting on the walls of the verandahs of

---

[1]) I (4) have elsewhere shewn that the flagellate of *Tabanus glaucopis* is a *Crithidia* and not a *Herpetomonas*.

[2]) I am indebted to Mr. Newstead, Liverpool, for the great trouble he has taken in identifying these flies for me.



the Bacteriological Section and out of 232 specimens of *T. hilarius* examined, 38 were found to be infected, while of 42 specimens of *Tabanus sp.* only 9 harboured the parasite; none of the three non-blood-sucking species, some 150 in all of which were examined, were infected.

The two blood-sucking species are common here from February to July; they may be caught almost every day in considerable numbers after 9 A. M., and towards midday are very reluctant to leave the building and only fly from one wall to another when disturbed. They have only occasionally been caught whilst feeding on the calves. I have not so far been able to find their breeding grounds but it is probable they breed in the damp earth along the edge of the river Adayar which is a few hundred yards from the Institute. As a description of the various species of *Tabanids* found here will be given elsewhere I do not propose describing the two species referred to in this paper; it is however necessary to give a short account of the alimentary tract of one of them, *T. hilarius*, as it is chiefly in this species that I studied the parasite.

After removing the wings and legs the fly is opened with a fine pair of straight scissors down the dorsal surface commencing at the thorax, care being taken to keep close to the integument. The fly is now pinned out in ·6 per cent saline solution in a trough and the whole of the digestive tract is readily exposed. The fore gut lies in the thorax and consists of a short pharynx, which is continuous with the oesophagus, a long narrow muscular tube. At the junction of the oesophagus and midgut there is a small dilatation which is most probably the proventriculus; following this there is a narrow portion which soon passes into the large muscular pyriform shaped stomach, which in a recently fed fly is filled with a large clot of blood. On teasing out a portion of the stomach wall it is seen to consist of single layer of large epithelial cells often full of granules, external to this there is a layer of connective tissue and covering the whole there are two layers of muscular tissue, the outermost being well developed. The stomach is surrounded by the fat-body, and numerous coils of the malpighian tubes which are connected to it by small tracheae.

The mid-gut opens directly into the small intestine which is a short rather broad muscular tube, exhibiting marked peristaltic movements. This part of the alimentary tract usually contains a dark granular fluid, consisting of crystals, debris of cells and the white excretion of the urinery tubules. The flies have two mal-

pighian tubes on each side which open by a short common duct into the small intestine just below its junction with the stomach; they are very long and tortuous and are coiled several times round the intestine. The large intestine which is continuous with the small gut opens into the dilated rectum which contains four thimble-shaped glands. This is where the encysting stages are best studied and the cysts may be seen lining the rectal epithelium in rows. In the digestive tracts of some of the flies I have seen a large rod shaped bacillus as well as small cocci and yeast cells and in a few flies I found a coelomic gregarine, the spores of which were frequently found in the stomachs of the flies.

In the majority of flies it is easy to ascertain whether they are infected by examining a drop of their black excreta, the flagellates which are usually passed out by all infected flies can be readily recognised by their active movements; this fluid often contains unchanged red blood cells. In order to make the best films of the excreta a drop about the size of a large pin's head should be pipetted up in a capillary tube and placed on a clean slide. After examining the fluid to see whether it is rich in parasites, it is fixed by exposure to osmic acid vapour for 30 seconds, then rapidly smeared out with another clean slide, fixed in absolute alcohol and stained with Romanowsky's stain. After dissecting out the alimentary tract any portion can be isolated, examined in the fresh condition and later smeared out. The early stages of development are found in the blood in the stomach and this is best made into films by mixing it with small quantities of ·6 % saline solution and 1 % sodium citrate and then lightly smearing it out. The flagellates in all stages of development are found in the stomach and small intestines the fluid contents of which are treated as described above. It is important to remember that owing to the thick gelatinous nature of the blood, it is very necessary to dilute it as much as possible otherwise the flagella of the parasites do not stain. Another important technical point is that the fluid containing the young flagellates should be very lightly smeared out, fixed with osmic acid vapour and dried as rapidly as possible; if this precaution be not taken it will be found that the flagella have become detached giving a very erroneous idea of their relation to the bodies of the parasites.

In order to study the very early stages in the life cycle of the parasite it is necessary to examine the stomach contents of a large number of flies; this, as can be readily understood, is a very

tedious process. I have simplified it by inoculating blood from a recently gorged uninfected fly with the cysts from the rectum of a heavily infected fly and placing the blood in a small tube; by employing this simple method it is possible to study this particular stage in the life cycle of the parasite.

In the case of these Tabanids it is very difficult to get a fly in the early stages of the infection as such a small percentage are infected; I was however fortunate in catching two flies (females) which had only recently taken their first feed of blood and at the same time had the early stages of the development of the flagellate in immense numbers in their stomachs. The parasites were carefully studied in the fresh condition, rough pencil drawings being made, and later the blood was smeared out into films as described above. In these films it was quite easy to study the exact sequence of events from the preflagellate stage up to the formation of the adult flagellate.

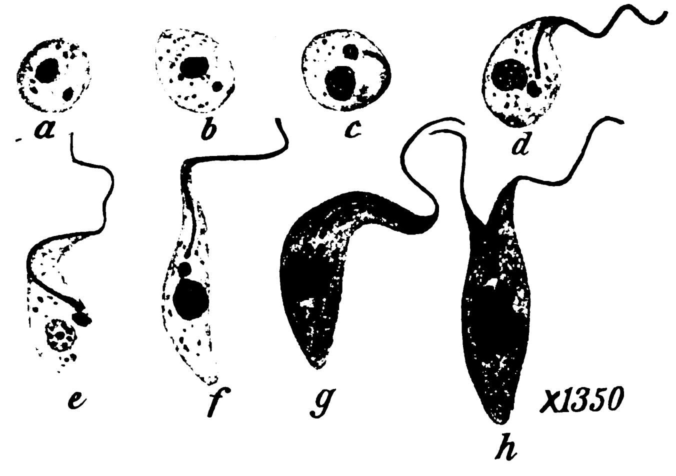
Seven flies exhibiting all the stages of encystment were examined; the remainder were mildly infected and in the majority the parasites were in the adult flagellate stage.

The Life cycle of the Parasite.

Assuming that the flies become infected by ingesting the cysts passed out in the excreta of infected flies the preflagellate stage was, as I have mentioned above, searched for in the blood in the stomachs of all the 232 flies examined and the early forms were found in two. I will therefore begin my description of the life cycle of the parasite from this point.

Preflagellate stage. The earliest form of this stage is a round cell (Figure 1a and Plate XXIX figure 1) measuring 5 μ by 4 μ; its protoplasm stains light blue with Romanowsky's stain and consists of a delicate reticulum which is condensed all along the periphery forming the periplast. The nucleus of the parasite measures 2 μ in breadth and usually lies about the centre of the cell, it stains light pink and is often seen to contain a small dark staining granule. the karyosome? and in addition, in some of the nuclei, there are a few chromatic granules lying along the periphery. Owing to the

small size of these intra-nuclear bodies it is impossible to make out their number exactly. That a central granule together with a variable number of excentral particles exist there can be no doubt and as all the films used in the study of this parasite were fixed while wet they cannot be regarded as artificial; I shall refer again to these intra-nuclear bodies.



Text figure 1.

The blepharoplast is usually a small rod-like mass measuring ·8 μ, it is generally situated midway between the nucleus and the periphery of the cell; in faintly staining specimens it appears to consist of an uniformally staining substance (dark magenta), surrounded by a definite structure of the nature of a capsule. It is often seen to contain a small granule. In the protoplasm of these young cells there are always some pink staining granules usually grouped together.

What I consider is the next stage in the development is a cell (Plate XXIX figure 2) which has very much the same appearance as that described above, except that it is considerably enlarged. Its protoplasm stains deeper blue, the nucleus is enlarged and has a granular appearance and the blepharoplast is also markedly increased in size often measuring 1 μ in length. I have not seen any of these young forms undergoing division; but it will be remembered that in the case of several species of *Herpetomonas* division either by simple longitudinal fission or by multiple segmentation is a characteristic feature of the development of the preflagellate stage. It is not possible yet to say whether this absence of divi-

sion in the early developmental stages of these *Crithidia* will prove to be constant.

Flagellate stage. The next stage in the growth of the parasite results in the formation of the flagellum. As in the case of *Crithidia gerridis*, it first appears as a small pink staining rod lying at the periphery of the cell (Plate XXIX figure 3, figure 1 b); it does not arise from any pre-existing structure but appears to be a special development of the periplast. It should be noted that at this stage the blepharoplast is always situated near the margin of the body of the parasite and the pink staining rod is intimately associated with it. I have however never been able to demonstrate any direct connection between the two, yet this must exist as on the migration of the blepharoplast the flagellum always accompanies it. The connection is probably of the nature of a thickened layer of protoplasm as Prowazek (8) has described in the case of *H. muscae domesticae*.

As the flagellum increases in length it passes along the margin of the cell to which it is attached by a narrow membrane (Plate XXIX figure 4, figure 1 c). At this stage it may readily be torn away from the body of the parasite and would then appear to project freely as in the case of a young *Herpetomonad*. The flagellum on passing round about one third of the circumference of the parasite begins to project freely and in the fresh condition may be seen lashing from side to side (Plate XXIX figures 4 and 5). It is at this stage that the simple longitudinal division of the parasites begin. The protoplasm increases in amount staining a dark blue and may contain a number of vacuoles; the nucleus is now full of small round granules which stain light pink. The blepharoplast may be seen as a single large round body or two lying close to each other, the original flagellum being connected with one of the blepharoplasts while the new flagellum may be seen as a pink rod connected with the other (Pate XXIX figure 6). All these changes may be seen taking place at the same time; in some parasites the nucleus is already well advanced towards division while the blepharoplast has not yet begun to divide. This is however not a constant appearance, as the blepharoplast is generally the first structure to divide. It thickens, elongates and then splits transversely, sometimes however it appears to divide longitudinally (Plate XXIX figure 24). I am not able to say for certain whether the nucleus divides by true mitosis or whether it is merely a simple fission. During the early phase of this change the intra-nuclear granules may be seen collected together at

the two poles suggesting a true mitotic spindle (Plate XXIX figures 6, 14 and 25). As the nucleus elongates a notch forms at one side and on a similar indentation forming on the opposite side, has a dumbbell-shaped appearance (Plate XXIX figures 14 and 24) and finally separates into two distinct nuclei. A fine chromatic filament is frequently seen passing between the two nuclei and ending in the group of granules (Plate XXIX figures 15 and 24), this structure may exist for sometime after the nuclei have separated (Plate XXIX figure 15); I (1) have described a similar chromatic filament joining the two newly formed blepharoplasts of *Crithidia gerridis* and in a few instances I have seen the same appearance in the *Crithidia* of *Tabanids.*

The cell itself now shews evidences of dividing into two, the anterior pole becomes notched (Plate XXIX figure 19), a clear line develops down the centre, extends to the opposite side and the parasites separate completely. The two flagella undoubtedly play the most important part in the division of the protoplasm; in the case of parasites rapidly fixed with osmic acid vapour the dragging action of the flagella can be clearly demonstrated (Plate XXIX figure 18).

From the above description it will be seen that the parasite on flagellating may rapidly pass on to division resulting in the formation of two similar bodies (Plate XXIX figures 3 to 7); some of the daughter cells themselves then enlarge and begin to divide so that almost before the two original parasites have separated another is about to be formed (Plate XXIX figure 7). These flagellates can be seen in all stages of longitudinal division resulting in the formation of smaller flagellates (Plate XXIX figures 20 to 23). A large number of young flagellates however do not immediately divide but increase in size, the flagellum becoming much longer. A study of these forms clearly shews the method of elongation of the anterior end of the adult flagellates, which process I have already described in the case of *Crithidia gerridis.* Owing to the extensive and close attachment of the flagellum to the body of the parasite and the central position of the blepharoplast, the anterior end is dragged upon by the actively motile flagellum until it is drawn out as a thin strand of protoplasm (Plate XXIX figures 11 to 14). While this elongation of the anterior end is taking place the parasites begin to divide as described above resulting in flagellates varying from 12 μ to 40 μ in length and 2 to 6 μ in breadth (Plate XXIX figures 14 and 28).

There is thus great variation in the size of these elongated flagellates and as they are themselves capable of equal or unequal

longitudinal division small short flagellates as well as long thin forms are produced. It is this marked pleomorphism which has resulted in a great deal of confusion as to the true nature of these forms; some considering the short stout ones are females while the more attenuated parasites are regarded as males. I can find no evidence to support this view, which appears to have arisen from Schaudinn's (9) description of *T. noctuae.* I have, I think, clearly shewn that owing to the variation in the development in the early stages of the parasite, small and large flagellates may result and as these are capable of further division, the two extremes referred to are formed.

There is yet another important method of development viz., multiplication by rosette formation. One of the round forms instead of flagellating and then dividing, enlarges, its nucleus and blepharoplast soon shewing the earliest changes towards division, later divide; each daughter nucleus and blepharoplast divide again until from four to twenty or more are produced. These large cells now divide up into as many daughter cells as there are nuclei and blepharoplasts, and when this change is taking place the flagella develop as described above so that eventually a large number of round flagellates are formed which themselves may be seen in all stages of division (Plate XXIX figures 16 and 17). This method of multiplication is a characteristic feature of all the flagellates of the genus *Crithidia* which I have had the opportunity of studying. In the case of this species there are a limited number of these forms in my films but in the case of *Crithidia gerridis* they were seen in vast numbers.

In summing up the development of the parasite in its flagellate stage the following changes should be noted: 1) The parasite may flagellate before it has increased much in size and then result in the formation of a short flagellate (Plate XXIX figure 5); 2) while flagellating the parasite may divide into one or more small forms (Plate XXIX figures 6 and 7); 3) the parasite may enlarge considerably while flagellation is taking place and eventually result in a long stout flagellate (Plate XXIX figures 12, 13, 14 and 28; figure 1 d, e, f); and 4) the parasite instead of immediately passing on to flagellation may divide up into a large number of smaller forms which later become long or short flagellates (Plate XXIX figures 16 and 17).

The adult flagellates although varying considerably in size have very much the same structure. The nucleus is situated about the centre of the body and consists of a circular mass which stains

light pink with ROMANOWSKY's stain; it contains a large number of chromatic particles either scattered or collected towards the centre. The blepharoplast is a large rod shaped mass staining deep magenta; it usually lies close up to the nucleus but may be at the side or even just posterior. The flagellum arises from a point close to the blepharoplast but not directly attached to it by any visible chromatic structure; I have never seen any basal granule.[1]) As the flagellum passes along the body it exhibits a few undulations but as a rule these are not marked; it is closeley attached to the anterior end of the parasite which is drawn out to a fine point particularly in the longer flagellates (Plate XXIX figures 27 and 28); about 12 to 18 μ of the flagellum is alsways free. The posterior end of the parasite is nearly always blunt, its protoplasm usually contains a number of light pink granules which may be collected together in groups.

The adult flagellates whether they be the long forms or the short ones divide by equal or unequal longitudinal division (Figs. 1 g and h). The blepharoplast enlarges and divides transversely at the same time a new flagellum is seen forming close to the root of the old flagellum; it appears to be a new growth and not a mere division of the existing flagellum. The nucleus of the parasite is now full of dark staining granules, it enlarges, becomes bilobed and splits into two daughter nuclei; they may lie side by side or one behind the other. The anterior end of the parasite now begins to divide and soon a clear line passes up the centre of the cell and two flagellates are formed (Plate XXIX figure 20). In the fresh condition all the stages in this process of division can be readily studied; it is not uncommon to see two flagellates attached only by the posterior ends dragging and jerking about in their endeavours to separate.

The study of the process of unequal division is of great interest as I believe it is this appearance which has been more than once mistaken for true conjugation. After the division of the blepharoplast and nucleus and the formation of the new flagellum instead of the line of separation passing up through the centre of the parasite it passes through one side and a smaller flagellate is split off

[1]) MINCHIN (10) regards this structure as the true blepharoplast, a centrosomic or achromatic body; while he considers the structure known as the centrosome, micronucleus or blepharoplast is a chromatic body and should be called the kinetonucleus. It is difficult to accept this view at present and I have not seen this centrosomic body before the formation of the flagellum in any of these flagellates.



(Plate XXIX figure 25 and figure 1h). Another peculiar method of unequal division I have observed is that instead of the process being a single one it is multiple three flagellates being formed (Plate XXIX figure 30); in these instances one of the daughter nuclei and blepharoplasts divides again. Although the division of the protoplasm is unequal the nucleus and blepharoplast appear to divide equally as no definite distinction in size can be made out.

In the case of this *Crithidia* of Tabanids I have not observed those small stout flagellates nor the long very thin spirochaete-like forms such as I have described in the flagellate stage of *Crithidia gerridis*; the two extremes are represented by parasites varying from 40 μ by 4 μ and 8 μ by 1·5 μ. The flagellates, as I have mentioned above, are found in the stomach, small and large intestines and are frequently passed out in large numbers in the faeces of heavily infected flies.

The larger forms (Plate XXIX figure 28) exhibit slow lashing movements while the smaller parasites (Plate XXIX figures 21, 26, 27 and 29) progress with great rapidity darting across the field of vision. Throughout the flagellate stage I have not seen any process which could be regarded as conjugation.

Post-flagellate stage: This stage which is characterised by the rounding up of the flagellates, the shedding of the flagellum and formation of permanent cysts takes place in the large intestine and rectum. In a well infected fly the flagellates are found in great numbers collecting in the large intestine and attaching themselves in rows to the rectal epithelium by their flagellar ends. Many however become attached to particles of food and may be found free in the lumen of the gut and these are frequently passed out and must necessarily die. In the first stage towards the formation of the cyst the two ends of the flagellate begin to shorten (Plate XXIX figures 31 to 37), the flagellum as a result becomes more and more free. The parasite next becomes almost round, the nucleus lying about the centre and the blepharoplast to one side and the flagellum passes straight out of the anterior end projecting freely. Many of these forms exhibit all the changes towards division (Plate XXIX figure 36); this late stage of division is however not such a marked feature as in the similar stages of many *Herpetomonads*. About this time important changes take place in the nuclei, the intra-nuclear particles are extruded and may be seen lying all round the nucleus or at some distance from it (Plate XXIX figures 31 to 37). In this parasite these granules are not very

large but in some *Herpetomonads* they often obscure the blepharoplast, especially when arranged in groups of two or four (Plate XXIX figures 35 to 40). The flagellum now begins to degenerate staining a much lighter pink (Plate XXIX figures 37 to 39) and the attached portion of many of these forms has a shredded appearance (Plate XXIX figure 39) while in others it can no longer be traced to the blepharoplast (Plate XXIX figure 38). It is then often seen as a pink granular area lying near the margin of the cell; the remainder of the flagellum may be still just attached to the body of the cell or may be lying free (Plate XXIX figures 38 and 42). All these appearances fully confirm my observations on the similar changes in *Crithidia gerridis* and in some *Herpetomonads.* I have seen no appearances suggesting that the flagellum is withdrawn and regard the pink area which MINCHIN (10) describes in the encysting stages of *T. grayi* as the degeneration of the attached portion of the flagellum. The fact that the extra-cellular portion is commonly seen lying detached further supports this view.

When smears of the rectum containing the round encysting forms are stained by GIEMSA's stain many of the parasites are seen surrounded by a pink granular haze; this appearance is exactly similar to that depicted by MINCHIN (10) in *T. grayi* and by PROWAZEK (8) in *H. muscae domesticae* and which are regarded by these observers as cysts. I am unable to confirm this view and believe this is a special secretion from the parasites enabling them to adhere to each other and the wall of the rectum.

In the final stages of their encystment the parasites are almost circular and vary in size from 4 μ to 6 μ; the nucleus now consists of a large mass entirely devoid of any structure, it stains light pink and does not contain any chromatic granules. The blepharoplast remains almost unchanged, in some specimens it stains lightly suggesting that it also has parted with some of its granular inclusions. I have not seen a single parasite in which I was able to say for certain that the blepharoplast had entirely disappeared; as I mentioned above the nuclear granules, the chromidia? are smaller than the blepharoplast and thus do not tend to obscure it. In the case of *Herpetomonas muscae domesticae* the granules are so large that it is difficult to say which is blepharoplast and which chromidia. What I consider to be the true cytocyst is the thickened periplast which stains a light pink (Plate XXIX figures 43 to 45). In smears many of the parasites have the pink granular haze surrounding them but in sections this appearance is not seen, further

suggesting that it is not a true cyst but a special gelatinous secretion.

Figure 2 represents a group of encysting forms which were lying lose in the rectum and which were passed out by a fly in a drop of its excreta; the parasites have not yet completely lost their flagella. It is important to note that this appearance may be readily taken for a group of *Herpetomonads*, thus further emphasising the importance of studying the complete life cycles of these parasites in order to identify them. Here however a careful examination of the flagella will shew that they are attached in most of the parasites to their bodies for a considerable distance such an appearance is not seen in the corresponding stage of *Herpetomonas*. If an infected fly is kept in a large test tube in which two or three clean slides have been placed it will be found that in the faeces deposited on the slides the final encysted forms can be recovered in enormous numbers and that they stain perfectly after the faeces have become dry.



Text figure 2.

By placing the encysted stages from the rectum of a fly in the fresh blood from the stomach of an uninfected fly I have observed the early stages in the germination of the cysts. Unfortunately owing to the small size of this parasite I have not been able to settle some important points; the observations however fully confirm those made on the early development of the parasite in the stomachs of the two flies. It is not known for certain whether the blepharoplast entirely disappears and if so how it is reformed? I think there can be little doubt but that some part of the blepharoplast is extruded as in the case of the nucleus but that it does not entirely disappear. The granules extruded from the nucleus suggest another important point, as to whether there is any evidence of a sexual cycle at this stage of the development of these parasites; so far the evidence of conjugation in the flagellate stage described by various authors is far from convincing as such appearances are undoubtedly only stages in the process of equal or unequal longitudinal division. What are the true nature of these nuclear chromidia, can they possibly be minute gametic nuclei?; they are often seen in groups of two, are they then conjugating or dividing? Is it possible that the process of fertilisation in these flagellates is that of endogamy or the conjugation of nuclei in the

parent cell? This process of conjugation is known to take place among certain of the *Sarcodina*; SCHAUDINN (11) has described it in the case of *Entamoeba coli.* The changes in these cysts, if any, after being passed out by one host and before ingestion by another, their germination and early development have not been studied, and unfortunately owing to the small size of the parasites and the difficulty in following this part of their life histories it is impossible at present to come to a definite conclusion regarding the changes that are seen to take place; however such large species as *Herpetomonas muscae domesticae* and *Herpetomonas sarcophagae* are more suitable for the study of this stage and I hope to deal with this question more fully in my next paper on the flagellate of the house fly.

Before concluding this section it is necessary to refer to the variation in the numbers of parasites found in the flies. By examining a large number of these horseflies one cannot but be struck with the variation in the intensity of the infection. The majority of the infected flies contained a few flagellates, a smaller percentage had a larger number, while a still smaller percentage were heavily infected and if kept developed all the encysting stages. What is the explanation of this great variation? From a study of a large number of these flagellates I believe it depends on a number of factors. In the first place it is necessary to state that I obtained heavily infected flies when the temperature varied between 90° F and 107° F so that I think it is very improbable that the temperature has any effect on their development; exactly similar results were obtained in the case of *Herpetomonas muscae domesticae* and *Herpetomonas sarcophagae.* This point has an important bearing on the infection of Kala Azar. It will be remembered that ROGERS states that in his opinion the majority of people become infected in the colder months, as the parasite only develops into a flagellate *in vitro* at or below a temperature of 75° F. I (12) have however pointed out that the statistics collected by ROGERS (13) and PRICE do not support this view and that I have been able to observe the development of the parasite into a flagellate in *Cimex rotundatus* during the hottest month in Madras. In the case of non-blood-sucking flies which are foul feeders it will be found that in certain localities, for instance house flies caught in the Indian bazaars, 100 per cent are infected with flagellates (*H. muscae domesticae*) while a much smaller percentage of blood sucking flies such as *Tabanids* or *Stomoxys* are infected with *Crithidia* or *Herpetomonas.* I therefore believe

that the intensity of the infection in these flagellates depends in the first place on the number of parasites[1]) (cysts) ingested by the hosts and that the chances of becoming infected in the case of non-blood-sucking flies is much greater than in the case of blood-sucking species. Secondly that the ingestion of a large number of parasites, as in the case of *Herpetomonas muscae domesticae*, results in an increased multiplication; examinations of house flies in which almost the whole alimentary tract is a living mass of young *Herpetomonads* can leave no doubt on this point. Lastly that when only a small number of parasites are ingested the infection never becomes intense. By keeping *Tabanids* with such small infections I have found that, except for some of the flagellates which are passed out in the excreta, the majority encyst in the usual way but owing to their small numbers and the proportionately large rectums of these flies I entirely missed them for a long time. These observations, I think, strongly suggest that the infection of the bug in the case of the parasite of Kala Azar depends on the number of parasites it ingests and not on the temperature and my researches on the evolution of the parasite so far are in entire agreement with this opinion.

The Method of Infection.

Having described the life cycle of the parasite it is important next to consider how these flies become infected. At the outset it is necessary to state that the flagellates have never been found outside the alimentary tract and as the majority pass back to a stage (postflagellate) well adapted to an extra-corporeal existence there seems to be no indication of the infection being inherited. This possibility should however be carefully excluded in all these flagellate infections as I know of at least two species of *Crithidia*, one from *Haemaphysalis flava* and the other from a *Clepsina*, which are only transmitted hereditarily. I shall therefore first shew how this method of infection can be safely excluded in the case of the *Crithidia* of *Tabanids*.

[1]) It must be clearly understood that I am referring only to those flagellates, *Crithidia* and *Herpetomonas*, which are known to encyst in their hosts.



It is well known these flies lay their eggs in the vicinity of water and that after five days they hatch into worm-like larvae which burrow in moist earth and can swim with some facility in water, feeding on small crustacea, rotifers etc. The larval stage lasts several months after which they turn into pupae which as a rule take about a year to develop into the adult flies. *T. hilarius* readily lays its eggs in captivity so that it was quite easy to hatch out a large number of larvae from eggs laid by heavily infected females. The larvae were kept in moist earth with some decaying leaves and in the small quantity of water there were a large number of crustacea, rotifers, etc., on which they fed. If the infection were inherited the early stages in the development of the parasite would naturally be found in the alimentary tracts of the larvae; this is exactly what takes place in the case of the *Chrithidia* of the tick *H. flava*, all the early stages in the development of which are found in the alimentary tract of the larval tick soon after its first feed of blood. I have examined a large number of *Tabanid* larvae and have never seen a single flagellate in any of them. Apart from this fact it would be difficult to unterstand how and in what stage the parasites could remain in the alimentary tract of the pupa during the year it is developing, as, from my observation on the flagellates of the tick I find the majority of the parasites die if the ticks are kept for months without food. For these reasons I think it is extremely doubtful that the flagellate infects the eggs of the *Tabanids*; I also think it is equally unlikely the larvae ingest the cysts while feeding.

The only other possible method of infection is, that the adult flies ingest the cysts and in order to understand how this might take place it is necessary to consider the habits of the *Tabanidae.* I will first refer to a few statements of Mr. Hine (14) whose researches on the habits and life histories of the American horse flies are unique. Speaking of the autumn horse fly, *Tabanus sulcifrons*, he states that the adults are most in evidence when the sun is shining brightly, but as evening approaches they become less active and seek resting places among foliage and have a great tendency to collect in large numbers in certain favourable places obviously for breeding purposes. Next day when the sun warms them the flies begin to run over the objects on which they passed the night and later fly away in search of food, the females to different animals in order to get blood and the males to suck nectar and other plant juices. With regard to their food Mr. Hine states, he is quite con-

vinced that the females of *T. sulcifrons* take much other food besides blood and that it is quite possible that some specimens pass the period of adult life without taking blood at all. Both sexes ot *T. sulcifrons* run over foliage a great deal and often have been observed sipping up water that forms on leaves as dew.

Although I have been unable to study the habits of *T. hilarius* under natural conditions my observations on the habits of the fly in captivity entirely agree with those of Mr. HINE. *T. hilarius* can be readily caught here in the Institute during the heat of the day but towards evening it is often impossible to find a single specimen: it is most probable the flies then go to their breeding grounds to rest and later lay their eggs. If a fly is kept in captivity it will be found that after 24 hours it has passed large quantities of black faeces and has soiled a considerable area of the space it was kept in. It will be remembered I pointed out that the cysts are passed out in immense numbers in the fluid faeces of infected flies and that owing to the gelatinous nature of the cyst excretion and the sticky consistence of the faeces the parasites are well protected; the faeces dry slowly and may be readily smeared into tolerably good films even after several days. It is therefore not difficult to understand that the places where these flies deposit their eggs and other places frequented by them may become well infected with faeces containing cysts. By examining the alimentary tracts of about 209 female flies I found that a large percentage had not fed on blood and yet their eggs were nearly mature. It was also certain that many of the flies had taken some other food previous to the usual meal of blood; this was evidenced by the presence of a yellow fluid in the small intestine containing bacteria, yeast-like cells, vegetable fibrils and gregarine cysts. It is a well known fact and any one can demonstrate it for himself that mosquitoes habitually accustomed to feeding on blood may be kept alive on bananas and other fruit juices and further it is quite common to see such mosquitoes after hatching out remain for a considerable time near the water and before flying away can often be observed to sip up water. In the case of a species of *stomoxys* whose habits I have observed, the flies after feeding on the calves are accustomed to sit for many hours on the leaves of small plants and it is here they deposit their black excreta. A small percentage of these flies are infected with a *Herpetomonas* which encysts in the usual way and is passed out in their faeces and can be recovered from it. I have often seen these flies while moving about on the leaves

insert their proboscides into the black faeces and I believe this is the method by which they become infected. All these observations go to shew that blood-sucking flies do feed on other fluids besides blood, and that owing to the habit of inserting their proboscides into places likely to contain such fluids they become infected by accidentally sucking up the cysts deposited by many other flies. The finding of the almost identical stage in the stomachs of the flies I think conclusively proves this point. Everything then seems to point to these Tabanids becoming infected either soon after hatching out or sometime after their first feed of blood when they move about over the foliage near their breeding grounds.

The method of infection in the case of the *Tabanidae* has an important bearing on the similar flagellates of the *Glossinae.* It will be remembered that Minchin (10) has described the encysted stages of one of these flagellates *T. grayi,* in the rectum of *G. palpalis.* As a result of this discovery he has advanced the novel theory that the cysts are destined to pass into the alimentary tract of some vertebrate, most probably a bird,[1]) where they presumably germinate and become flagellates, and then pass into the blood of the bird from which the tse-tse fly obtains its infection. This theory appears to be based on the following assumptions: 1) that as tse-tse flies feed only on blood they could not possibly ingest the cysts of *T. grayi,* and 2) that the infection is probably not inherited by the flies.

With regard to (1) it would appear that Minchin and other observers have failed to get tse-tse flies to feed on any food other than blood in captivity. The observations, I think, do not exclude the possibility of these flies ingesting the cysts immediately after hatching. Very little indeed is known regarding the habits and life histories of the *Glossinae* and it is only recently that their larvae and pupae have been found among the roots of banana trees. It would be interesting to know how soon after hatching the flies feed on blood and whether such flies have parasites in their stomachs. Minchin (10) believes that the organisms, bacteria, yeast cells and algae? which are found in the digestive tracts of the flies come exclusively from blood; I can find no proof of this in his paper. It is much more likely that these organisms are ingested either by the larvae or by the adult fly itself. Until Minchin (10) and Stuhlmann (15) can bring forward more convincing evidence that tse-tse

---

[1]) According to Koch (18) it is a crocodile.



flies never feed on any other fluid but blood it is natural to suppose that these flies behave in much the same way as the adult Tabanids and accidentally ingest the cysts of *T. grayi.* Further my observations on the method of infection of the flagellates of mosquitoes appear to have been overlooked. I (4) have shewn that the larvae of mosquitoes ingest the cysts of a species of *Herpetomonas* passed out in the excreta of the adult insects and that when the pupal stage is reached the majority of the parasites have already flagellated. It is therefore important to ascertain whether the larvae of the tse-tse flies feed prior to pupation and this method of infection can be excluded by examining the alimentary tracts of their larvae and nymphs for the earlier stages of the flagellates; so far as I am aware this hat not been done. The single instance of a fly bred in captivity mentioned by Minchin as becoming infected by *T. grayi* after feeding on a fowl in no way invalidates the possibility of the fly being infected through the larva before feeding or even having itself ingested the cysts; this possibility has not been excluded.

With regard to (2) the fact that Stuhlmann (5) used flies *G. fusca* bred out in the laboratory cannot be taken as proof that the flagellates observed by him in *G. fusca* were developmental stages of *T. brucei* as Minchin (10) asserts. It is not stated whether the flies were infected previous to having been fed at all, the infection coming through the larvae; a long series of careful feeding experiments on clean animals is necessary in order to settle this point. The general statement that the flagellates have not been found outside the alimentary tract of the flies is of little value as it does not prove that the infection may not be inherited. I have had the opportunity of studying two species of *Crithidia* which are only transmitted hereditarily [1]) and know it is exceedingly difficult to follow the parasites to the eggs and to obtain satisfactory preparations; stage to stage infection can be traced in the case of the thick flagellate and I have seen it in the egg. [2])

---

[1]) It is hardly necessary to state that both in the case of the tick *H. flava* and the leech *Clepsina* I have carried out an exhaustive series of feeding experiments in order to settle these points; it would be out of place recording these here I will deal with them in my descriptions of the parasites.

[2]) Professor Minchin makes an extraordinary statement regarding the method of transmission of *Piroplasma* to the egg of the tick; he says, "but in this case it is well known that the mother tick passes on to each of her offspring a supply of undigested (sic) blood containing the stages of the parasite". I was under the impression that this idea of blood being passed on by a tick to her progeny had long been disproved. Christophers (26), in a paper written two and half

Until a long series of exact feeding experiments with *Glossina fusca*, aiming at the careful exclusion of a possible fly parasite are carried out, STUHLMANN's observations must be accepted with reservation. A study of the flagellates of leeches from frogs, tortoises and fish has finally convinced me of the extreme caution required in interpreting the supposed developmental cycles of *Trypanosomes* of vertebrates.

The Nature of the Flagellate of Tabanids with some Remarks on the Flagellates of the Glossinae.

There is at present a great deal of confusion regarding the true nature of those flagellates which belong to the genera *Crithidia* and *Herpetomonas*, and a reference to the description of many of these parasites will shew that in more than one instance they have been placed in the wrong genus. I have already pointed out the reason for these mistakes and further owing to PROWAZEK's (8) description of *Herpetomonas muscae domesticae*, as a biflagellate, unfortunately incorrect, it is impossible to understand what authors mean when they speak of *Crithidia* and *Herpetomonas* — like stages in the life histories of *trypanosomes*; yet these terms are loosely used to designate certain stages in the development of trypanosomes in vitro and in certain invertebrates. It is true a large number of vertebrate trypanosomes when cultivated in the test tube exhibit multiplication forms somewhat similar to stages in the development of *Crithidia* and *Herpetomonas*; NOVY speaks of these as „cultural“ *trypanosomes*. As a result of these cultural experiments it is believed that the *trypanosomes* may undergo similar changes in invertebrate hosts, in other words that the cultural changes represent a true developmental cycle. Unfortunately there is not a single instance in which a vertebrate trypanosome has been proved to have a developmental cycle akin to that of *Crithidia* or *Herpetomonas* in

years ago, says, "I have never found a trace of blood within the shells of eggs deposited by ticks of any of the genera described in this paper and it is probable the statements upon this subject which are to be found in several text books require revision". I have dissected hundreds of ticks eggs and can fully confirm CHRISTOPHERS' results. I have no doubt but that these *Crithidia* are capable of and do penetrate the eggs of their hosts, so that hereditary transmission is a vital process and not a mere mechanical transmission.



any intervertebrate. I will qualify this statement by shortly referring to the principal researches on this subject; I do not intend, however, to refer to the late Dr. SCHAUDINN's preliminary report on the developmental cycle of *Trypanosoma noctuae* in *Culex pipiens.*

Trypanosoma lewisi. In his recent researches on *T. lewisi* PROWAZEK describes the sexual cycle of the parasite in the rat louse (*H. spinulosus*); this work as far as I am aware has never been confirmed, though a number of investigators have endeavoured to study the cycle without success. I have carried out careful feeding experiments whit rat lice from heavily infected rats but I have failed entirely to observe the cycle described by PROWAZEK. I have also examined a number of fleas *Hoemopsylla cheopis*, from heavily infected rats and here again I met with no success. I have obtained precisely similar results with lice and fleas from the squirrel. *Funambulus palmarum* infected with *T. indicum.* I believe therefore the only explanation is that PROWAZEK was dealing with a true *Crithidia* of the louse (*H. spinulosus*) and his diagrams certainly suggest this. This view, originally stated by NOVY (3), is further supported by the fact that PROWAZEK was unable to infect rats with lice. It is therefore extremely doubtful whether *T. lewisi* undergoes a true developmental cycle either in the louse or the flea.[1])

Trypanosoma gambiensi and ***Trypanosoma brucei.*** It will be remembered that KOCH (18) in his work on the flagellates of the tse-tse flies stated that the forms found in the flies represented further stages in the devolopment of such trypanosomes as *T. gambiensi* and *T. brucei.* NOVY has, however, clearly shewn that the flagellates of the *Glossinae* are parasites peculiar to the flies and have no connection with any blood parasite. MINCHIN (10) who originally held this opinion now believes, that one of the flagellates at least, is a vertebrate trypanosome. He regards KOCH and STUHLMANN's recent work as fully confirming this view. I have already drawn attention to the difficulty in accepting STUHLMANN's work on the development of *T. brucei* and KOCH's recent investigations on the development of *T. gambiensi* are still less convincing. KOCH apparently bases the identity of his developmental forms of tse-tse fly trypanosomes with *T. gambiensi* on structural grounds; in the present state of our knowledge of these tse-tse fly flagellates

---

[1]) Both in the fleas and lice used in the above experiments I have never seen any *Crithidia* or *Herpetomonas*; SWINGLE (19) has however recently described a typical *Herpetomonas* from a rat flea (species not named).



this cannot be accepted as proving KOCH's contention. It is a strange fact that none of these authors have been able to infect clean animals by injecting any of the stages of these tse-tse fly flagellates. It is stated, I believe originally by SAMBON, that trypanosomes in the digestive tracts of the flies are true developmental forms and as such are not in a suitable condition to produce infection. Simply stated this means that the trypanosomes are undergoing a sexual cycle; this however is mere assumption, the so called sexual cycles of trypanosomes are open to quite different interpretations. If *Trypanosoma brucei* undergoes a true developmental cycle in *G. fusca* it is only pertinent to ask at what point of the cycle is it in a suitable condition to infect a clean animal? STUHLMANN believes the small forms with the blepharoplast anterior to the nucleus are the result of true conjugation and are the forms which pass back to the new vertebrate host; if this be the case it ought to be easy to infect an animal with these forms, but STUHLMANN's attempts to infect animals uniformally failed. The evidence of the development of *T. brucei* is by no means so certain as MINCHIN believes it to be and until a natural flagellate of *G. fusca* transmitted from one fly to the other either through the larva, the adult fly or by hereditary infection has been carefully excluded the so-called developmental cycle of *T. brucei* must be left sub judice.

Turning now to another group of *Haemoflagellates* the trypanosomes of fish, frogs and tortoises, it has been accepted as an incontestable fact that they are transmitted by leeches in which they undergo true development. KEYSSELITZ (20) who has studied the development of *trypanosomes* and *trypanoplasmas* in leeches, *Piscicola geometrica* found that the majority captured at large contained flagellates which he considered were morphologically identical with *trypanosomes* and *trypanoplasmas.* He however correctly recognised the fact that some of the flagellates were possibly derived from organisms already present in the leeches. He therefore raised leeches in the laboratory and on feeding them on fish he was able to study the various developmental forms of the *Trypanoplasmas.* KEYSSELITZ however does not state whether the hatched leeches came from an infected parent, an important point as I shall shew later; and further the origin of his developmental forms is by no means clear. He failed to infect fish by allowing leeches to feed on them or by injecting the contents of the leeches stomachs into them.

BILLET (21), LÉGER (22) and BRUMPT (23) have also studied the developmental cycles of *Trypanosomes* and *Trypanoplasmas* in the

alimentary tracts of leeches and the last in his recent observations states that the *trypanosomes* of frogs in addition to undergoing developmental changes are transmitted hereditarily and are then found in the sheath of the proboscis of the young leech. Franca (24) states he has also observed the development of frog trypanosomes in leeches. As far as I can ascertain none of these observers have with certainty excluded the possibility of these so-called developmental forms of the trypanosomes in leeches being merely stages of flagellates peculiar to these animals.

I have had the opportunity of studying a flagellate of a leech (Clepsina?) commonly found here on *Rana tigrina* infected with *T. rotatorium* and *T. hendersoni*. As a result of a number of feeding experiments with young leeches I first came to the conclusion that the flagellates which developed in the young leeches fed for the first time on frogs well infected with *trypanosomes* represented the extra-corporeal development of the parasites. Later however I found that the flagellates only developed in a certain percentage of leeches (80 %) which were descended from an infected parent and that the parasites often developed in leeches fed on frogs in which I could find no parasites. Aware of the fact that frogs might have a *trypanosome* infection and yet it may be difficult to detect them I paid special attention to this point and after a long series of exact feeding experiments not only failed to infect frogs but I conclusively proved that the flagellate of the leech is a true *Crithidia* and is in no way connected with any frog trypanosome and that it is transmitted hereditarily. I have found exactly the same state of affairs in the case of a flagellate in another leech which Christophers found on *Emyda granosa*; this tortoise is often heavily infected with trypanosomes. As a result of these observations it is necessary even in the case of leeches to exclude wild flagellates peculiar to them.

I have, I think, now shewn that there is no single instance in which a true *trypanosome* has been proved to undergo a development cycle (sexual?) in any invertebrate host, as in the known instances "wild flagellates" of the genera *Crithidia* and *Herpetomonas* have not first been excluded.

By studying these flagellates of arthropods and leeches quite apart from their relation to *trypanosomes* it will be seen they conveniently fall into two distinct genera *Crithidia* of Léger and *Herpetomonas* of Kent. *Crithidia* in its adult flagellate stage is a very characteristic organism and can never be mistaken for a *trypa-*

nosome or a *Herpetomonas*, even in the fresh condition. Its body is pointed at both ends the anterior (flagellar) end being nearly always drawn out to a fine point; this end may be of considerable length or it may be short. The posterior end is usually pointed and may be markedly so, or it may be more or less blunt. The nucleus is situated at about the middle of its body and the blepharoplast usually a large structure measuring as much as 1 μ is always situated close to the nucleus, either just anterior, or a little distance posterior. Arising from it there is a well marked flagellum which may be marginal or pass along the body depending how the parasite lies. In the majority of the forms the undulating membrane is a narrow ectoplasmic band so that the flagellum exhibits very few undulations, in some species however these latter are quite marked. These flagellates never become true trypanosomes i. e., the blepharoplast never passes right back to the posterior end nor does the undulating membrane become the prominent structure as in the well known blood parasites and they are not inoculable into vertebrates. The flagellates of this genus have a characteristic developmental cycle; in those cases in which the infection is contaminative the cysts are ingested by the hosts either when they are larvae, nymphs or adults; the preflagellate stage is characterised by an increase in growth and possibly multiplication by simple fission. In the next, the flagellate, stage the flagellum develops at the margin of the parasite and instead of projecting freely is attached to the body by a narrow undulating membrane, as the flagellum becomes free, the anterior end of the parasite is drawn out. The flagellates multiply by simple longitudinal division or by multiple rosette formation. Owing to the irregularity exhibited in the method of division flagellates of all sizes are produced. After remaining an indefinite time in the intestine they pass down and encyst in the rectum and are then passed out in large numbers in the faeces. In the case of those *Crithidia* that are transmitted hereditarily the flagellates pass to the ova into which they penetrate and then round up.

From the above definition it will be seen that the flagellate of the Tabanids is a true *Crithidia* and as such is in no way connected with any *Haemoflagellate*, and is certainly not the cultural form of any trypanosome.

A study of the figures of one of the flagellates of the *Glossinae T. Grayi* shews that it has very little in common with the true trypanosomes. The adult flagellate as described and figured by Minchin (10) tallies in every way with the flagellate of the *Tabanids*,

the only difference being the anterior end is much longer and the undulating membrane is better developed. It is not inoculable into vertebrates and lastly it encysts in the fly in an exactly similar way to the *Crithidia* of the horse flies. Unfortunately its complete life cycle is not known especially in its early stages shewing the method of development of the flagellum; however judging from the multiplicity of the forms described by Minchin it exhibits the same pleomorphism as I have already described and figured in the case of *C. gerridis* and there can be little doubt that when its complete life cycle is known the origin of these forms will be readily understood. Until Minchin can prove the identity of this flagellate with some *Avian trypanosome* I see no reason why it should be classed among the true trypanosomes and propose calling it *Crithidia grayi* (25). I have elsewhere suggested that the other flagellate of *G. palpalis*, *T. tullochi* may eventually prove to be but a stage of *Crithidia grayi.* It is almost impossible to differentiate these flagellates on the structure of the adult forms alone, the life cycle must be taken into account and then only can two flagellates, when occurring in the same insect, be classed as distinct species.

Concluding Remarks.

1. This flagellate of Tabanids is a true parasite of the flies exhibiting all the characteristics of a *Crithidia*; though allied to the species *minuta* and *subulata*, as far as it possible to say, it appears to be distinct and I propose provisionally naming it *Crithidia tabani.*

2. It is not related to any blood parasite but passes its complete life cycle in the flies. It should be carefully avoided in feeding experiments in connection with *surra* and allied *trypanosomiases* suspected to be transmitted by horseflies.

3. It is transmitted from one fly to another by accidental contamination and is not inherited, so that flies reared in the laboratory are free of the infection. The exact method of infection of these species of *Crithidia* and *Herpetomonas* which encyst in their hosts can only be found out by looking for the early stages of the development of the parasites and at the same time by making careful observations into the habits and life histories of their hosts.

4. It is a close ally of one of the flagellates of the *Glossinae* which should be placed in the same genus. The theory that this

flagellate of *G. palpalis*, *C. grayi*, in order to complete its life cycle, must pass through either a bird or a crocodile is, I believe, based on an incomplete study of its life history. Until the life cycles of the *Crithidia* of tse-tse flies are completely worked out, the exact methods by which man and the lower animals become infected with *Trypanosoma gambiensi* and *Trypanosoma brucei* will not be finally settled; this is one of the most urgent problems awaiting solution.

5. The fact that 80—90 % of tse-tse flies (*G. fusca*) bred in captivity by Stuhlmann developed a flagellate infection from 2 to 4 days after their first feed strongly suggests that the flagellate of this fly is transmitted hereditarily. These observations are in exact accordance with mine on the *Crithidia* of *Clepsina*; about the same percentage of young leeches develop a rich infection a few days after their first feed and the small forms observed by Stuhlmann are similarly found in the anterior diverticula of the leech.

6. It will be seen that my results differ essentially from those of Minchin in that he regards the flagellates of tse-tse flies as true *trypanosomes* while I consider they are insect parasites of the genus *Crithidia* and are allied to such forms as occur in horseflies, mosquitoes, bugs, ticks and leeches.

7. My researches on these flagellates of arthropods and leeches throws considerable doubt on the so-called developmental cycles of trypanosomes in certain invertebrate hosts.

References to Literature.

1) Patton: The Life cycle of a species of Crithidia parasitic in the intestinal tract of Gerris fossarum. Arch. f. Protistenk. Bd. XII Heft 1.

2) Léger: Sur un flagellé parasite de l'Anopheles maculipennis. C. R. de la Soc. de Biol. 1902.

3) Novy, F. G., MacNeal, W. J. & Torrey, H. N.: The trypanosomes of mosquitoes and other insects. The Journ. of Infect. Diseases Vol. 4 No. 2 1907.

4) Patton: Preliminary note on the life cycle of a species of Herpetomonas found in Culex pipiens. British Medical Journ., July 13th 1907; Bull. de l'Inst. Pasteur No. 20, 30th October 1907, p. 877—878, footnote by Dr. Mesnil.

5) Rogers, L.: Proc. Royal Soc. May 4th 1907; British Med. Journ. 1904 Vol. 2. — Zeitschr. f. Hyg. 1902 Vol. 29. — Berl. tierärztl. Wochenschr. 1901.

Sivori & Lecler: Le Surra américain W. Mal de Caderas. Buenos Aires 1902.

Vassal: Ann. Inst. Pasteur Vol. V 1906.

Sergent, Ed. & Et.: Ibid.

Pécaud: C. R. Soc. Biol. Vol. 60 1906.
Cazalbou: Rec. de Med. Veter. Vol. 81, 1904.

6) Miyazima: The cultivation of bovine Piroplasma, Philippine Journ. of Science Vol. II No. 2, Med. Sciences.

7) Léger, L.: Sur quelques cercomonadines nouvelles ou peu connues parasites de l'intestin des insects. Arch. f. Protistenk. Bd. II Heft 2 1903.
—: Sur un nouveau flagellé parasite des Tabanides. C. R. de la Soc. de Biol. Vol. 57 1904.
—: Sur les affinités de l'Herpetomonas subulata et la phylogénie des trypanosomes. C. R. de la Soc. de Biol. Vol. 57 1904.

8) Prowazek: Die Entwicklung von Herpetomonas, einem mit den Trypanosomen verwandten Flagellaten. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 20 1904.

9) Schaudinn: Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochäte. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 20 1904.

10) Minchin: Investigations on the development of Trypanosomes in tse-tse flies and other Diptera. Quart. Journ. of Micr. Science Vol. 52 Part 2 1908.

11) Schaudinn: Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 19 1903.

12) Patton: The development of the Leishman-Donovan parasite in Cimex rotundatus. Scientific Memoirs by Officers of Med. & Sany. Department, Govt. of India. New series No. 31 1908.

13) Rogers: The Milroy Lectures. Lecture II. Brit. Med. Journ. Feb. 1907.

14) Hine: Habits and Life histories of some flies of the Family Tabanidae. U. S. Dep. Agricult, Bureau of Entomology, Technical series No. 12 Part II 1906.
— A Preliminary report on the Horse-flies of Luisiana with a discussion of remedies and natural enemies. State Crop Pest Commission of Louisiana with a discussion of remedies and natural enemies. State Crop Pest Commission of Louisiana Circular No. 6 1906.

15) Stuhlmann: Beiträge zur Kenntnis der Tsetsefliege. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 26 1907.

16) Prowazek: Studien über Säugetiertrypanosomen. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 22 1905.

17) Gray & Tulloch: The multiplication of Trypanosoma gambiensi in the alimentary tract of Glossinae palpalis. Reports of the Sleeping Sickness Commission of the Royal Society No. 6 1905.

18) Koch, R.: Vorläufige Mitteilungen über die Ergebnisse einer Forschungsreise nach Ostafrika. Deutsch. med. Wochenschr. No. 31 1905.
—: Über die Unterscheidung der Trypanosomenarten. Sitz.-Ber. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss. Bd. 46 1905.
—: Über den bisherigen Verlauf der deutschen Expedition zur Erforschung der Schlafkrankheit in Ostafrika. Sonderbeilage zu No. 51 der Deutsch. med. Wochenschr. 1906.
—: Bericht über die Tätigkeit der deutschen Expedition zur Erforschung der Schlafkrankheit. Deutsch. med. Wochenschr. No. 2 1907.

19) Swingle: Some studies on T. lewisi. Transactions of the American Microscopical Society Vol. 27.

20) Keysselitz: Generations- und Wirtswechsel von Trypanoplasma borelli. Arch. f. Protistenk. 1906.



21) Billet: Sur le Trypanosoma inopinatum de la grenouille verte d'Algérie et sa relation possible avec les Drepanidium. C. R. de la Soc. de Biol. 1904, note by Mesnil.

—: Culture d'un Trypanosome de la grenouille chez une hirudinée; relation ontogénique possible de ce Trypanosome avec un Hémogrégarine. C. R. Acad. Science Vol. 137 1904.

22) Léger: Sur les hémoflagellés de Cobitis barbatula L. C. R. de la Soc. de Biol. Vol. 57 1904.

23) Brumpt: Contribution à l'étude de l'évolution des Hémogrégarines et des Trypanosomes. C. R. de la Soc. de Biol. 1904 Vol. 57 p. 165—167.

—: Sur quelques espèces nouvelles de Trypanosomes parasites des poissons d'eau douce; leur mode d'évolution. Ibid. 1906 Vol. 60 p. 160—162.

—: Mode de transmission et évolution des Trypanosomes des poissons; description de quelques espèces de Trypanoplasmes des poissons d'eau douce; Trypanosome d'un crapaud africain. Ibid. 1906 Vol. 60 p. 162—164.

—: Expériences relatives au mode de transmission des Trypanosomes et des Trypanoplasmes par les hirudinées. Ibid. 1906 Vol. 61 p. 77—79.

—: Rôle pathogène et mode de transmission du Trypanosoma inopinatum Ed. et Et. Sergent; Mode d'inoculation d'autres Trypanosomes. Ibid. 1906 Vol. 61 p. 167—169.

—: De l'hérédité des infections à Trypanosomes et à Trypanoplasmes chez les hôtes intermédières. Ibid. Vol. 63 July 1907.

24) Franca: Le cycle évolutif des Trypanosomes de la Grenouille (T. costatum, T. rotatorium et T. inopinatum). Archivos Do Real Instituto Bacteriologico Camara Pestana Tome II Fasc. I Jan. 1908.

25) Patton: Annual Report upon the work of the Bacteriological Section of the King Institute of Preventive Medicine, Guindy, for the Year 1907.

26) Christophers: The Anatomy and Histology of Ticks, Scientific Memoirs by the Officers of the Medical & Sany. Depart. Govt. of India, New series No. 23.

Description of Plate.

All the diagrams are drawn through a camera lucida and are magnified 1350 diameters.

Fig. 1. Youngest form of preflagellate stage from the stomach of a fly; note the large size of the blepharoplast and the central position of the nucleus which contains a number of intra-nuclear corpuscles.

Fig. 2. A more advanced stage of the same, the cell throughout has enlarged and the protoplasm stains a deep blue and contains some light pink granules; there is no indication yet of the formation of the flagellum.

Fig. 3. Earliest stage in the formation of the flagellum seen in the films, no basal granule could be made out; the intra-nuclear granules are collected at the centre of the nucleus.

Fig. 4. Further stage in the growth of the flagellum which after passing round about a third of the circumference of the cell is just beginning to protrude freely.

Fig. 5. Similar parasite in which the flagellum is protruding freely; note the light pink granules in the protoplasm.

Fig. 6. Round flagellate about to divide into two, the blepharoplast has divided and the new flagellum has begun to develop; the nucleus is elongating and the granules are at each pole.

Fig. 7. Two flagellates the result of the division of a round flagellate (fig. 6); note one of the cells is about to divide again.

Fig. 8. Large flagellate beginning to elongate.

Fig. 9. Similar parasite.

Fig. 10. Spindle-shaped flagellate elongating.

Fig. 11. Large flagellate shewing the earliest changes prior to division, the nucleus is enlarged and appears very granular.

Fig. 12. A similar parasite.

Fig. 13. Flagellate shewing the elongation of the anterior end.

Fig. 14. Flagellate shewing the stages during division.

Fig. 15. Large flagellate dividing; note the chromatic filament joining the two karyosomes?, a similar appearance to that described and figured by Schaudinn and Keysselitz as "pseudo-mitosis".

Figs. 16 and 17. Large parasites part of a rosette of eight cells. I regard Stuhlmann's amoeboid forms of *T. brucei*? as being similar to these bodies.

Fig. 18. Dividing flagellate shewing the dragging action of the flagella.

Figs. 19 and 20. Two small flagellates dividing.

Fig. 21. A small flagellate, the flagellum shews a few undulations.

Fig. 22. A round flagellate dividing into two smaller forms.

Fig. 23. Small elongated flagellate dividing.

Fig. 24. Small flagellate, a chromatic filament joins the karyosomes?

Fig. 25. Short stout flagellate dividing unequally.

Figs. 26 and 27. Similar flagellates shewing the blunt posterior ends.

Fig. 28. Large flagellate about to divide.

Fig. 29. Small flagellate, the nucleus and blepharoplast are considerably enlarged suggesting the cell is going to divide.

Fig. 30. Large flagellate about to divide into three smaller forms.

Fig. 31. Flagellate from rectum beginning to shorten.

Figs. 31 to 36. Further stages of the same the posterior ends of all have become round, while the anterior ends are being drawn in; note the intra-nuclear granules extruded and lying around the nuclei.

Fig. 37. Division of a flagellate about to encyst.

Fig. 38. Round flagellate, the flagellum is just attached to the margin, the intra-cellular portion cannot be seen but appear to be represented by a few pink granules.

Fig. 39. Similar parasite, note the rugged appearance of the flagellum.

Fig. 40. Round parasite, note the flagellum has become detached, a few strands only left, the intra-cellular portion is seen as a number of granules. The cytocyst is seen as a pink band passing round the cell. This parasite was surrounded by the pink haze.

Fig. 41. Parasite similar to No. 38.

Fig. 42. Large round body, the flagellum is seen lying detached.

Fig. 43. Small cyst from rectum, note the cytocyst and the structureless nucleus.

Figs. 44 and 45. Two large cysts from the faeces.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a. S.


Princeton University Library
32101 074861459

